

**1366** (Aus der Bundesanstalt für Pflanzenschutz, Wien)

## Beiträge zur Kenntnis sozialparasitischer Ameisen.

### 2. *Aporomyrmex ampeloni* nov. gen., nov. spec. (Hym. Formicidae), ein neuer permanenter Sozial- parasit bei *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki aus Österreich\*)

Von Walter Faber

Prof. Dr. K. Gölz

Einleitung

Inhalt

Terminologie

Gattungsdiagnose von *Aporomyrmex* nov. gen.

Aridiagnosen

*Aporomyrmex ampeloni* nov. spec.

Pterogyne

Apterogyne

Pteraner

Apteraner

*A. regis* Karawajew nov. comb.

Pterogyne

Apteraner

Subgenus *Paraplagirolepis* nov. subgen.

Pl. (*Paraplagirolepis*) *xene* Störcke

Pterogyne

Apteraner

Diskussion des systematischen Ranges der arbeiterrinnenlosen *Plagirolepis*-Parasiten

Taxonomische Problemstellung

Der Weg zum Sozialparasitismus

Meuchelparasiten

Bettelameisen

Entwicklungstendenzen der Bettelameisen

Synopsis rangbestimmender Merkmale der arbeiterrinnenlosen

*Plagirolepis*-Parasiten und ihrer Wirte

Sexualdimorphismus

Polymorphismus

Fühler und Taster

Flügeladerung

Männliche Genitalien

Das weibliche Hypopygium

Schlußfolgerungen

\*) Eingegangen am 29. März 1968.

Zur Lebensweise von *A. ampeloni* und *Pl. (Paraplagiolepis) xene*

Verhalten der Parasiten im Nest

Die Paarung

Die Eiablage

Die Neuinfektion von Wirtsvölkern

Das Auftreten von Zwergformen der Wirtsart in *vindobonensis/ampeloni*-Völkern

Zusammenfassung

Summary

Literatur

### Einleitung

Die Gattung *Plagiolepis* erweist sich immer mehr als fruchtbare Muttergattung bei der Ausbildung parasitischer Arten. Stä r c k e beschrieb 1936 das Weibchen von *Pl. xene* als erste dieser Arten und erkannte auch deren sozialparasitischen Charakter. Seine Angaben ergänzte Kutter (1952) mit der Beschreibung des ungeflügelten Männchens und durch reiche Details über die Lebensweise dieser arbeiterinnenlosen und wegen ihrer ungeflügelten Männchen für Formicinen überaus seltsamen Art (siehe auch Stumper und Kutter, 1952). Le Masne (1956 a, b) entdeckte in den Ostpyrenäen *Pl. grassei*, welche in geringer Zahl Arbeiterinnen ausbildet und nach Meinung des Entdeckers in vielen Belangen systematisch zwischen die Wirtsart *Pl. pygmaea* und *Pl. xene* zu stellen ist. Schon vor diesen beiden Arten war von dem russischen Myrmekologen K a r a w a j e w (1931) eine *Pl. regis* aus der Umgebung des Kaspischen Meeres als eine nichtparasitäre Art mit normalen *Plagiolepis*-artigen Arbeiterinnen, winzigen Weibchen und ebenso kleinen ungeflügelten Männchen beschrieben worden. Dem Autor war aber die Tatsache entgangen, daß sich sein Fund in Wahrheit aus zwei Arten zusammensetzte: aus den Arbeiterinnen der *pallescens*-ähnlichen Wirtsart und den Geschlechtstieren der arbeiterinnenlosen Parasitenart. Die wahre Natur der *Pl. regis* ist bis heute unerkannt geblieben, ebenso wie die Tatsache, daß diese Parasitenart zwar gewisse Ähnlichkeiten mit der Gattung *Plagiolepis* aufweist, auf Grund einiger bedeutender Unterschiede aber in ein eigenes Genus zu stellen ist.

Mitte August 1967 entdeckte der Autor in der oberen Wachau (Niederösterreich) einige Völker von *Pl. vindobonensis* Lomnicki, welche neben arteigenen Arbeiterinnen und Geschlechtstieren auch winzig kleine geflügelte und ungeflügelte Geschlechtstiere einer offensichtlich arbeiterinnenlosen, permanent parasitischen Art enthielten, die eine große Ähnlichkeit mit der K a r a w a j e w'schen Art aufweisen. Die eingehende Beobachtung der eingebrachten Völker im Kunstnest und die genaue morphologische Untersuchung sowie der Vergleich mit *Pl. xene* (Neufund bei *Pl. pygmaea* Latr. auf der Insel Krk, Jugoslawien) und den beiden mitteleuropäischen Wirtsarten *Pl. pygmaea* und *Pl. vindobonensis* ergab:

1. Die neue österreichische Art ist zusammen mit der von ihr differenten *Pl. regis* (jedoch nicht mit den unter diesem Namen beschriebenen Wirtsarbeiterinnen) in ein neu zu gründendes Genus zu stellen.

2. *Pl. xene* weist zwar sehr viele scheinbar überzeugende Übereinstimmungen mit den beiden mitteleuropäischen Wirtsspezies *Pl. pygmaea* und *Pl. vindobonensis* auf (vor allem mit ersterer), grundlegende Unterschiede im Bau der männlichen äußeren Genitalien und des weiblichen Hypopygiums lassen jedoch zusammen mit dem weitgehenden Verlust des Sexualdimorphismus und dem Auftreten ungeflügelter Zwergmännchen die Herausnahme dieser Art aus dem Subgenus *Plagiolepis* und ihre Einreihung in ein neues, zum Genus *Plagiolepis* zu stellendes Subgenus für angezeigt erscheinen.

Systematische Neugründungen überspezifischen Ranges können heute, wo maßgebliche Fachleute um eine Simplifikation des uns überlieferten systematisch-myrmekologischen Erbes bemüht sind, sehr leicht

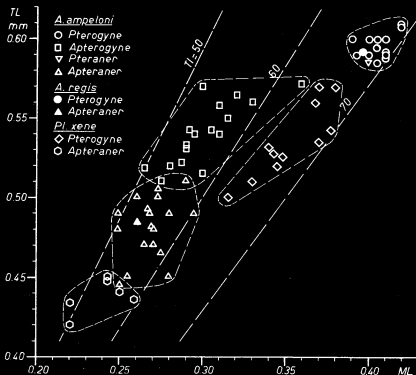


Abb. 1: Thoraxmaße der Morphnen von *A. ampeloni*, *A. regis* und *Pl. xene*. TL Thoraxlänge, ML Mesonotumlänge, TI Thoraxindex.

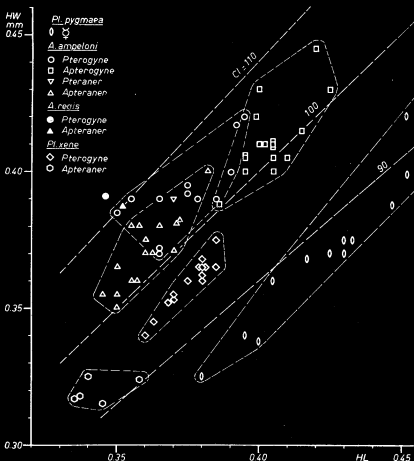


Abb. 2: Kopfkapselmaße der Morphen von *A. ampeloni*, *A. regis*, *Pl. xene* und der Arbeiterinnen von *Pl. pygmaea*. HW Kopfbreite, HL Kopflänge, CI Kopfindex.

auf Widerspruch stoßen. Dies gilt in besonderem Maße für die Sozialparasiten, wie die Einziehung einer Reihe solcher bei *Monomorium* und *Solenopsis* parasitischer Genera und Spezies durch Brown und Wilson (1957) und Ettershank (1966) beweist. Daher sollen alle taxonomischen und sonstigen systematischen Argumente ausführlicher als üblich untermauert und damit der Versuch verbunden werden, von der Entstehungsweise verschiedener sozialparasitischer Arten her das systematische Gewicht gewisser bisher zu wenig beachteter taxonomischer Merkmale zu beleuchten.

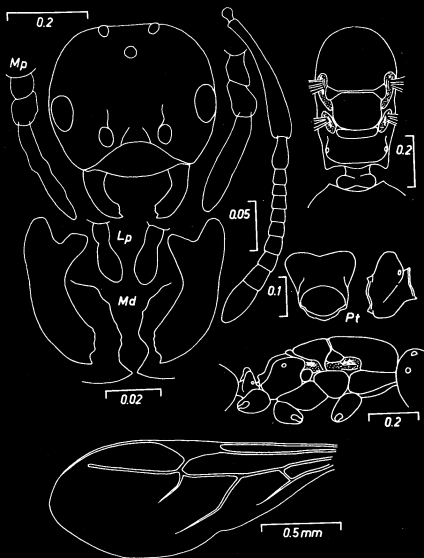


Abb. 3: *A. ampeloni*, Pterogyne. Md Mandibeln, Mp Maxillartaster, Lp Labialtaster, Pt Petiolus.

### Terminologie

Brown und Wilson haben für die Messung taxonomischer Werte exakte Schemata eingeführt, denen hier gefolgt wird und die durch einige speziell für die vorliegenden Probleme zweckmäßige Meßgrößen und Indizes ergänzt werden. Die von Wilson (1955) verwendeten

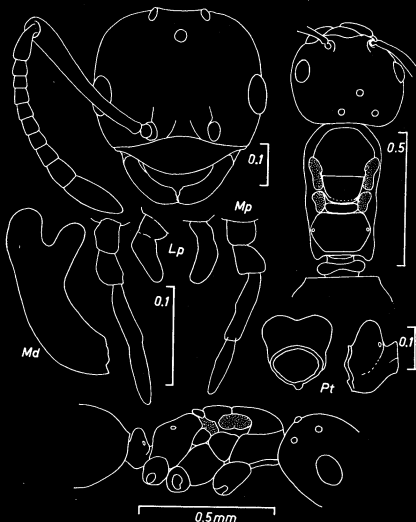


Abb. 4: *A. ampeloni*, Apterogyne. Md Mandibel, Mp Maxillartaster, Lp Labialtaster, Pt Petiolus.

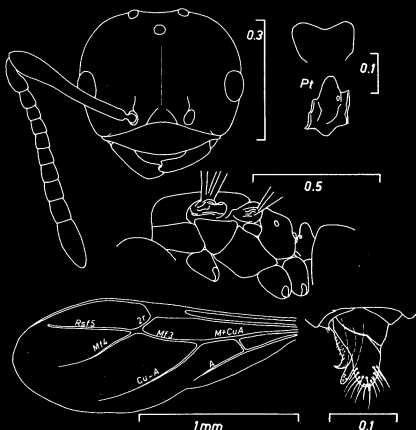


Abb. 5: *A. ampeloni*, Pteraner, Pt Petiolus.

Kurzbezeichnungen für die einzelnen Größen sind, so weit sie hier in Betracht kommen, im Interesse der Einheitlichkeit unverändert übernommen.

Körperlänge: Gemessen vom Vorderrand der geschlossenen Mandibeln bis zum Gasterhinterende; dabei ist der Körper des Tieres gerade ausgestreckt, der Kopf jedoch entsprechend der natürlichen Haltung und der Haltung der meisten präparierten Tiere zirka 30 Grad aus der Körperlängsachse ausgewinkelt. Die Angabe der Körpergröße kann nur der allgemeinen Orientierung dienen, die Streuung der Meßwerte ist aus leicht einzusehenden Gründen so groß, daß diese Werte für vergleichende Untersuchungen nicht verwendbar sind.

- TL Thoraxlänge, vom Vorderrand des Pronotums bis zum medianen Epinotumsvorsprung oberhalb der Petiolus-Einlenkung.  
 TB Thoraxbreite, gemessen an der breitesten Stelle.  
 ML Mesonotumlänge, vom Vorderrand des Scutums bis zum Hinterrand des Scutellums.  
 ScL Scutumlänge.  
 SIL Scutellumlänge, inklusive eines eventuell vorhandenen Proscutellums.

TI Thorax-Index,  $\frac{ML \times 100}{TL}$

MI Mesonotal-Index,  $\frac{ScL \times 100}{ML}$

PB Petiolus-Breite.

HW Kopfbreite (Head width)

HL Kopflänge (Head length)

SL Fühlerschaftlänge (Scape length)

CI Kopfindex (Cephalic index)  $\frac{HW \times 100}{HL}$

SI Schaftindex (Scape index)  $\frac{SL \times 100}{HW}$

nach Wilson (1955)

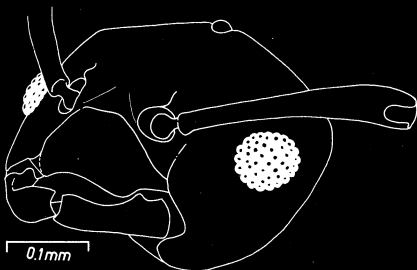


Abb. 6: *A. ampeloni*, Pteraner. Kopf, Schrägansicht.



Fühlerformel: Angabe der Längenproportionen der einzelnen Geißelglieder in einer Kurzformel unter sinngemäßer Verwendung mathematischer Symbole. Z. B. bedeutet:  $2 = 3 < 1$ , 4: Zweites Geißelglied so lang wie das dritte, dieses kürzer als das erste oder vierte.

Pg Pterogyne, geflügeltes (bzw. auch entflügeltes) Weibchen.

Ag Aptergyne, ungeflügeltes Weibchen.

Pa Pteraner, geflügeltes Männchen.

Aa Apteraner, ungeflügeltes Männchen.

Aptergyne und Apteraner sind Geschlechtstier-Morphen mit charakteristisch modifiziertem Thorax, die jedoch nicht mit den bei verschiedenen Arten auftretenden ergatoiden Geschlechtstierformen (Ergatogyne, Ergataner) zu verwechseln sind.

Flügeladern: Für ihre Benennung wurde die Nomenklatur nach Brown & Nutting (1950) verwendet. Gegenüber den älteren Bezeichnungen, wie sie Stitz (1939) angibt, gelten für die hier in Frage kommenden Adern folgende Entsprechungen:

Rsf5 (5. freie Abszisse des Radialsektors) = Radius (Stitz)

Rsf1 + m-cu (1. freie Abszisse des Radialsektors + medio-cubital-Querader) = Basalis

Mf4 (4. freie Medianabszisse) = Cubitus

2r (2. Radialquerader) = Radius

Cu-A (vordere Cubitalader) = Discoidalis.

Männlicher Genitalapparat: Die Bezeichnung der einzelnen Teile erfolgt nach Clausen (1958).

Weibliches Hypopygium: Ist mit seiner „Giftdüse“ hier von größerer Bedeutung (Abb. 16 bis 20). Es wird vom 5. Gastralsternum gebildet, hat normalerweise die Form etwa eines halben Kegelmantels und wird vom 5. Tergit, dem Pygidium, das den Kegelmantel ergänzt, an seinen Rändern zum Teil umhüllt. Diese Grundform ist bei allen stichprobenweise untersuchten mitteleuropäischen Formicinen, aber auch z. B. bei südamerikanischen *Bradymyrmex*-Arten verwirklicht.

Ringnetzstruktur: Die ventrale Platte des Hypopygiums weist eine sehr typische, aus erhabenen, stark lichtbrechenden Ringen gebildete Netzstruktur auf, ein Merkmal, das ebenfalls bei allen untersuchten Formicinen-Arten, sowohl bei den Weibchen, wie auch bei den Arbeiterinnen, wiederkehrt.

Lange Tastborsten: Befinden sich auf der Ventralplatte des Hypopygs, ihre Zahl und Beschaffenheit ist hier von Bedeutung.

Terminaltubus: Der Apex des Hypopygs ist zu einer englumigen zylindrischen Manschette ausgezogen, die sehr kurz (*Formica*, *Camponotus*) oder relativ lang (*Lasius*, *Plagiolepis*) sein kann. Die Ränder der

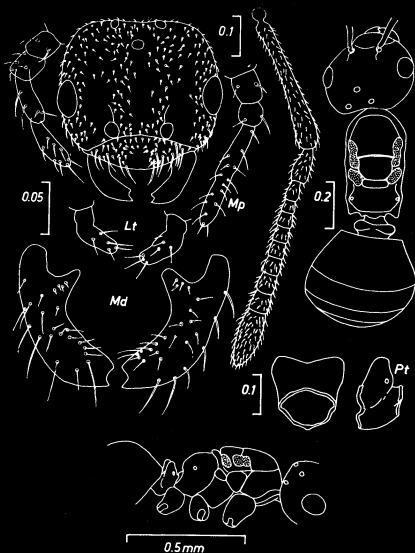


Abb. 7: *A. ampeloni*, Apteraner. Md Mandibel, Mp Maxillartaster, Lt Labialtaster, Pt Petiolus.

Manschette sind dorsal nicht verwachsen, doch überlappen sie einander etwas.

Terminalrosette: Die Krone des Terminaltubus trägt eine mehr oder weniger trichter- oder schirmförmige Rosette, die sich im Normalfall aus zwei verschiedenen Elementen zusammensetzt:

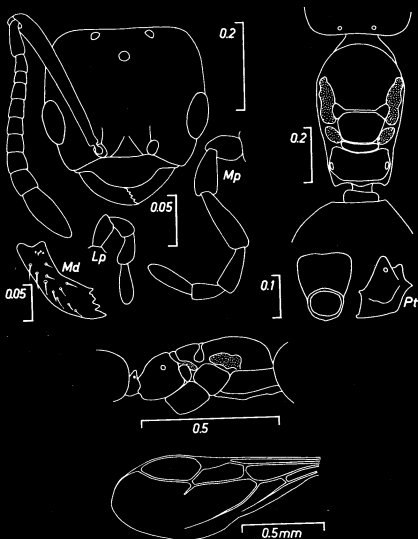


Abb. 8: *Pl. (Paraplagiolepis) xene* Stärcke, Pterogyne. Md Mandibel, Mp Maxillartaster, Lp Labialtaster, Pt Petiolus.

**Terminallamellen:** Breitere oder schmalere lanzettförmige Lamellen glasklar durchsichtig und daher im mikroskopischen Präparat erst bei extremer Vergrößerung sichtbar. Bei *Plagiolepis* bilden sie nach Art der Blütenblätter von Kompositen in strahliger Anordnung den äußeren Kranz der Rosette. Bei anderen Gattungen stehen sie mehr aufrecht.

**Terminalborsten:** Stehen aufrecht zwischen den (bei *Plagiolepis*) nach außen gebogenen Lamellen, so daß sie scheinbar einen inneren Kranz bilden. Die Borsten entspringen den Endknöpfen von rippenartigen Längsverdickungen oder Längsfädelungen des Terminaltubus. Diese Längsstrukturen liegen der Innenseite des Tubus an und reichen unter

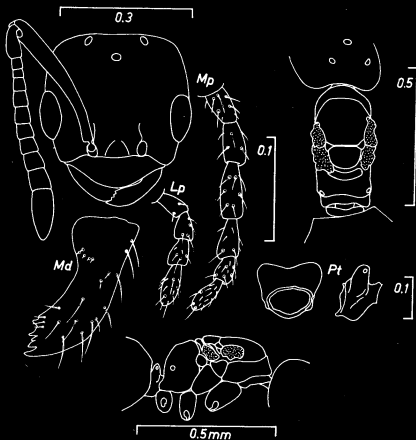


Abb. 9: *Pl. xene*, Apteraner. Md Mandibel, Mp Maxillartaster, Lp Labialtaster, Pt Petiolus.

Umständen hinaus bis über den Rand der Netzstrukturen auf der Ventralplatte des Hypopygs. Die Zahl der Terminalborsten stimmt mit der Zahl der Längsrippen überein und beweist eine beträchtliche Konstanz, während die Terminallamellen in Form, Länge und Anzahl unter den verschiedenen verwandtschaftlichen Gruppen offensichtlich eine größere Mannigfaltigkeit aufweisen.

Mit Ausnahme der halbschematischen Abb. 16 sind sämtliche Strichzeichnungen mit Hilfe des mikroskopischen Zeichenapparates hergestellt und daher auch im Detail maßhaltig.

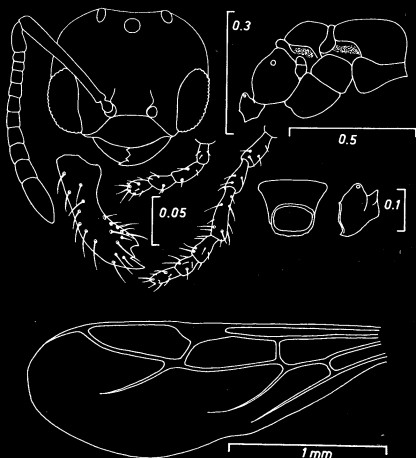


Abb. 10: *Pl. pygmaea*, Männchen.

# Gattungsdiagnose

*Aporomyrmex* nov. gen.

Typusart: *A. ampeloni*.

Sehr kleine Ameisen ohne Arbeiterkaste, Sexualdimorphismus reduziert auf Unterschiede der Körpergröße und unterschiedliche Form des Mandibelkaurandes. Kopf so lang oder kürzer als breit, Komplexaugen flach,

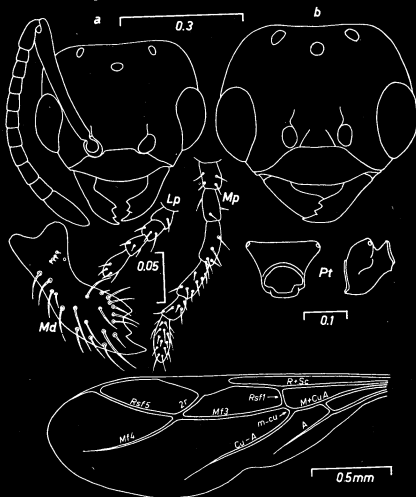


Abb. 11: *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki, Männchen. a Kopf eines Mikraners, b Kopf eines normalen Männchens. Md Mandibel, Mp Maxillartaster, Lp Labialtaster, Pt Petiolus.

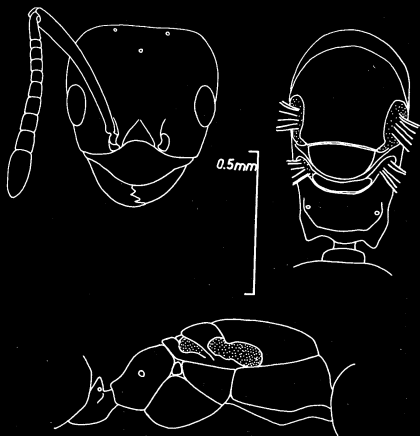


Abb. 12: *Pl. vindobonensis*, Mikrogyne.

in oder fast in der Mitte der Kopfseiten, Ozellen gut ausgebildet. Clypeus kurz, Vorderrand wenig vorgewölbt. Stirndreieck und Stirnrinne undeutlich, Mandibeln ungezähnt. Fühler beider Geschlechter 11gliedrig, Maxillartaster 3- bis 4gliedrig, Labialtaster 1- bis 2gliedrig. Petiolus breit, besonders die Seiten dick, die Mitte des frei aufragenden Teiles dünner, Oberrand breit winkelig ausgeschnitten, die Ecken mehr oder weniger breit abgerundet.

Weibchen: Hypopygium (Abb. 16, 19, 20) flach trapezförmig, an den Seitenrändern frei (nicht vom Pygidium überdeckt), mit flacher Wabennetzstruktur. Endteil flachgedrückt, ohne Terminaltubus. Terminallamellen fehlen völlig, Terminalborsten in zwei voneinander getrennten lateralen, etwas fächerig divergierenden Büscheln angeordnet.

Männchen: Stipes (Abb. 14 und 15) groß, an der Basis breit, relativ spitz, lang beborstet. Volsella schlank, mit Ausnahme der krallenförmigen Spitze weichhäutig. Von der Basis bis zum Ansatz der Kralle kurz bedornt. Lacinia fehlt. Sagitta ungesägt, distal lang und gerade ausgezogen. Penicilli fehlen.

Eine weitere Besonderheit dieser Gattung ist die Neigung zur Ausbildung von ungeflügelten Geschlechtstieren (Apterogynen, Apteraner), wobei diese Neigung im männlichen Geschlecht mehr zutage tritt.

Die beiden bisher bekannten Arten dieser Gattung sind permanente Sozialparasiten bei Arten des Subgenus *Plagiolepis*.

### Artdiagnosen

#### *A. ampeloni* nov. spec.

Holotypus und Paratypen aller vier Morphen werden dem Naturhistorischen Museum in Wien zur Verfügung gestellt. Locus typicus: Trandorf, Niederösterreich, Seehöhe 460 m.

Pterogyne (Abb. 3): Gesamtlänge 1'65 mm; sonstige Maße und Indizes (nach 15 Exemplaren) siehe Tab. 1 sowie Abb. 1 und 2.

Kopf: In Frontalansicht Seiten gleichmäßig bogenförmig, Hinterhauptsecken in großem Bogen abgerundet, Hinterhaupt gerade. Komplexaugen flach, mit 35 bis 45 Ommatidien; Ozellen groß. Stirndreieck und Stirnrinne undeutlich. Stirnleisten kurz. Clypeus kurz, Vorderrand nur wenig vorgewölbt, der Mittelteil des Clypeus bildet eine flachgewölbte Kuppe. Mandibeln relativ klein und schmal, mit kurzem Apikalzahn und schwach gewelltem, mehr oder weniger bogig in den Mandibelschaft übergehendem Kaurand. Maxillarpalpen 3- bis 4gliedrig, bei einigen Exemplaren ist der eine Taster 3-, der andere 4gliedrig. Die beiden Basalglieder sind kurz, fast kugelförmig, die Tendenz zur Reduzierung der Gliederzahl beschränkt sich auf die beiden langen Endglieder. Labialpalpen kurz, 1- bis 2gliedrig. Fühlerschaft im äußeren Drittel etwas kolbig verdickt, den Hinterhauptsrand um zirka  $\frac{1}{3}$  seiner Länge überragend. Fühlergeißel 10gliedrig. Geißelformel siehe Tabelle 4. Das dritte Geißelglied ist das kürzeste.

Thorax: Bei waagrechtlicher Orientierung ist das Pronotum, von oben betrachtet, vom mächtigen Scutum verdeckt. Die Thoraxseiten erscheinen schwach konvex und nach hinten konvergierend. In Seitenansicht bildet die Oberseite des Scutums mit seinem vorderen Abfall einen nahezu rechten Winkel, das Scutum ist höher als das Pronotum. Proscutellum vorhanden, das Scutum über seine ganze Breite vom Scutellum trennend.

Petiolus: Siehe Gattungsdiagnose. Bei Seitenansicht befindet sich das Stigma etwa auf Höhe der Basis der frei aufragenden Schuppe.

Gaster: Relativ klein, in Aufsicht vorn gerade abgestutzt, jederseits eine scharfe Ecke bildend.



**Färbung:** Gelblichbraun bis schmutzigbraun, von Tier zu Tier in allen Helligkeitsgraden variierend. Bei hellen Stücken ist der Kopf meist etwas dunkler. Fühler, Mandibeln und Beine gelb. Der ganze Körper glatt, stark glänzend.

**Pubeszenz:** Auf Kopf und Thorax kurz und spärlich, Epinotum nackt, auf Fühlerschaft, Femora und Tibien sowie auf dem Gaster dichter (Kopf siehe auch Abb. 7).

**Abstehende Haare:** Nur auf Clypeusvorderrand, Mandibeln und den Hinterrändern der Gastersegmente zahlreicher, zwei Paare auf den Seitenhöckern des Proscutellums, je ein Paar auf dem Scutellum und dem Metanotum. Diese Borstenpaare stehen fast senkrecht, die vorderen Paare etwas nach rückwärts, das metanotale Paar etwas nach vorn gerichtet.

**Flügeladerung:** Rsf5 verkürzt, erreicht den Flügelrand nicht, Rsf1 + m-cu fehlt (siehe auch Tabelle 5).

**Hypopygium:** Siehe Gattungsdiagnose sowie Tabelle 7 und Abbildung 16, 19, 20.

**Apterygyne** (Abb. 4, 21): Gesamtlänge 176 mm; sonstige Maße und Indizes (nach 17 Exemplaren) siehe Tab. 1 sowie Abb. 1 und 2. Die Ag stimmt mit der Pg in Form, Farbe, Pubeszenz usw. weitgehend überein. Abgesehen von den Unterschieden gewisser Durchschnittsmaße, wie sie aus Tabelle 1 ablesbar sind, beschränkt sich der Unterschied zwischen den pteren und apteren Morphen auf die Form des Thorax, der bei der Ag (wie auch bei den Aa) nicht nur ungeflügelt, sondern auch fluguntüchtig gebaut ist: Das gesamte Mesonotum, das sonst bei der Kraftübertragung von der Flugmuskulatur auf die Flügel eine maßgebliche Rolle spielt und daher mächtig entwickelt ist, zeigt sich stark verkleinert, ein Proscutellum fehlt. Weitere Verschmelzungen sind jedoch unterblieben, alle Teile des Thoraxskelettes sind — wohl mit etwas veränderten Proportionen — erhalten. Übergangsformen fehlen völlig, die geflügelten und ungeflügelten Morphen sind scharf voneinander getrennt, was aus Abbildung 1 klar hervorgeht.

**Thorax:** Von oben betrachtet, ist das Pronotum nicht durch das kleine Scutum verdeckt. Die Thoraxseiten sind verhältnismäßig gerade und verlaufen zueinander parallel oder nur wenig nach hinten konvergierend. In Seitenansicht bildet die Oberseite des Scutums mit seinem vorderen Abfall einen stumpfen Winkel, das Scutum ist viel niedriger als das Pronotum. Das Proscutellum ist völlig rückgebildet, das Scutum ist vom Scutellum nur durch eine Naht getrennt. Der Thorax der apteren Form (auch der Apteraner) erhält durch die annähernde Trapezform der vorderen Hälfte des Scutums sowie des Scutellums und die dadurch bedingte Abschrägung der Seitenkanten etwa die Form eines facettierten quadratischen Prismas. Dieser Eindruck wird durch den Hochglanz der Körperoberfläche noch verstärkt. Die Flügelinsertionsstellen sind durch kleine,

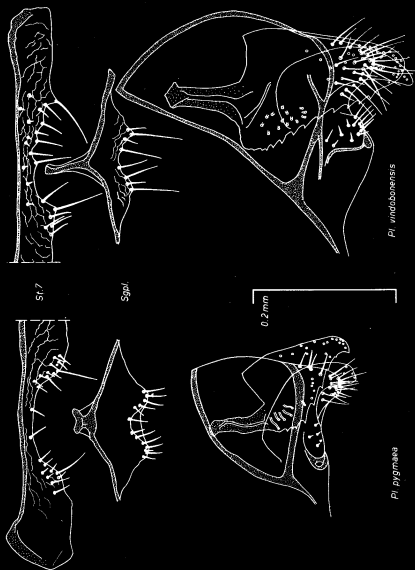


Abb. 13: Männlicher Kopulationsapparat, Subgenitalplatte (Sgpl.) und 7. Sternit (St. 7) von *Pl. pygmaea* (links) und *Pl. vindobonensis* (rechts).

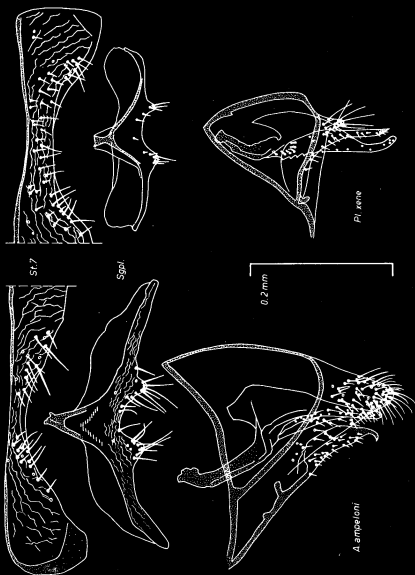


Abb. 14: Männlicher Kopulationsapparat, Subgenitalplatte (Sgpl.) und 7. Sternit (St. 7) von *A. ampeloni* (links) und *Pl. xene* (rechts).

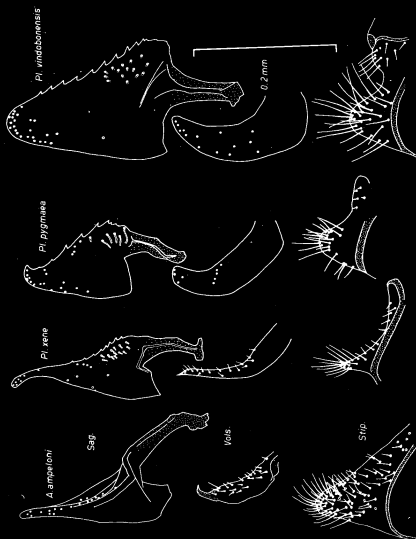


Abb. 15: Männlicher Kopulationsapparat, zerlegt, von *A. ampeloni*, *Pl. xene*, *Pl. pygmaea* und *Pl. vindobonensis*. Stip. Stipes, Vols. Volsella, Sag. Sagitta.

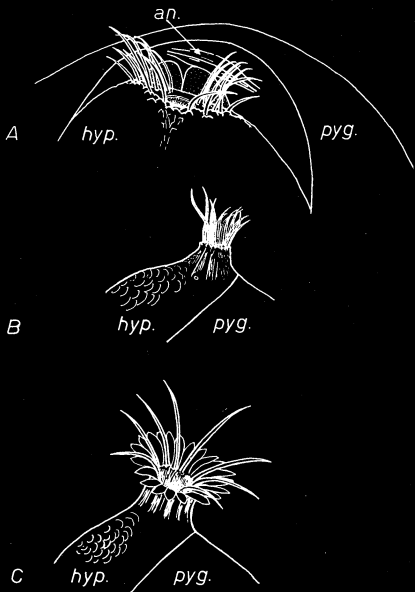


Abb. 16: Weibliches Hypopygium und Pygidium von A *A. ampeloni* (Schrägriß), B *Pl. xene* (Profilansicht), C *Pl. vindobonensis* (Arbeiterin, Profilansicht). hyp. Hypopygium, pyg. Pygidium, an After, halb-schematisch.

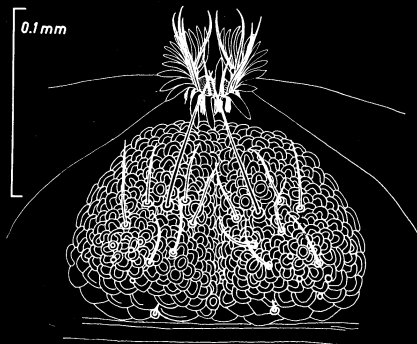


Abb. 17: Hypopygium von *Pl. vindobonensis* (Arbeiterin).

in ihrem Grunde weichhäutige Gruben angedeutet. Flügelrudimente sind nur bei frisch geschlüpften Tieren als helle Fältchen erkennbar. Je ein Borstenpaar auf den Hinterecken des Scutums, auf dem Scutellum und auf dem Metanotum.

**Petiolus:** Bei den apteren Formen ist der Petiolus breiter und mächtiger als bei den geflügelten (siehe Tabelle 1). Für die Aa gilt das noch mehr als für die Ag.

**Pteraner** (Abbildung 5, 6): Von dieser Form ist bisher nur ein einziges Exemplar gefunden worden. Gesamtlänge 1'60 mm. Sonstige Maße und Indizes: Tabelle 1, Abb. 1, 2. Alle diese Werte stimmen überraschend gut mit den Durchschnittswerten der Pg überein, wie überhaupt sämtliche nicht geschlechtsbedingten Merkmale fast völlig gleich sind. Unterschiede bestehen:

**Kopf:** Mandibelkaurand ungezähnt, eine einfache Kerbe bildend (Abbildung 6). Die Schneide dieser Kerbe ist etwas mehr sklerotisiert und daher dunkler gefärbt.

**Genitalien:** Siehe Genusdiagnose sowie Tabelle 6 und Abbildung 14, 15. **Apteraner** (Abbildung 7, 21): Gesamtlänge 1'51 mm sonstige Maße

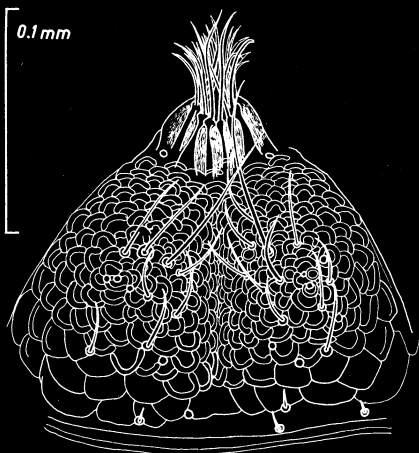


Abb. 18: Hypopygium von *Pl. xene* (Weibchen).

und Indizes (nach 18 Exemplaren) Tabelle 1 und Abbildung 1, 2. Abgesehen von der beträchtlich geringeren Durchschnittsgröße stimmen Kopf und Gaster des Aa mit jenen des Pa, der Thorax hingegen mit jenem der Ag völlig überein.

Die Art lebt als permanenter Sozialparasit bei *Pl. vindobonensis*. Trotz des Mangels einer Arbeiterkaste, welche normalerweise die Trägerin eines erweiterten Polymorphismus ist, steht *A. ampeloni* anderen als polymorph bekannten Ameisenarten an Vielgestaltigkeit nicht nach.

Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Anzahl der in den sechs bisher aufgefundenen gemischten *vindobonensis/ampeloni*-Kolonien enthaltenen

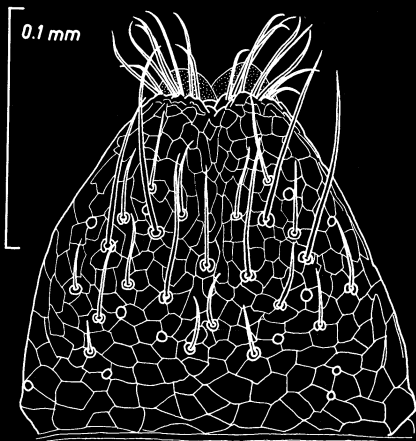


Abb. 19: Hypopygium von *A. ampeloni* (Apterogyne).

Individuen der vier verschiedenen Morphen des Parasiten. Die Tabellenwerte sind allerdings insofern unvollständig, als die Völker trotz entsprechender Bemühungen nicht zur Gänze eingebracht werden konnten. Die tief in den Boden reichenden Nester und die Kleinheit der Objekte machten eine restlose Aufsammlung aller Individuen unmöglich. Daher enthielten auch nur zwei Fänge eine bzw. zwei Wirtsköniginnen, obwohl solche mit Sicherheit auch bei den anderen Völkern vorhanden gewesen sein mußten. Dies bewies die große Menge von *vindobonensis*-Arbeiterinnenpuppen in jedem Nest. Die Tabelle zeigt immerhin klar, daß erheblich mehr Apteraner entwickelt werden als von beiden Weibchenformen (Pg, Ag) zusammengenommen. Das Verhältnis Männchen/Weibchen



Tabelle 1:

## Synoptische Übersicht taxonomischer Meßwerte und Indizes der untersuchten Arten

	Zahl gem. Obj.	Ges. Lg. mm	Durchschnittsmaße in $\mu$										Indizes			
			TB	TL	ML	ScL	SIL	PB	HW	HL	SL	TI	MI	CI	SI	
<i>A. ampeloni</i>																
Pg	13	1'65	335	596	406	249	158	157	393	374	330	68	61	105	84	
Ag	17	1'76	289	540	304	194	109	177	413	405	365	56	64	102	88	
Pa	1	1'60	333	585	402	245	157	155	390	370	320	69	61	105	82	
Aa	18	1'51	261	480	270	168	101	177	371	360	330	56	62	103	89	
<i>A. regis</i>																
Pg	1	1'50	314	576	387	234	153	167	391	346	330	67	61	113	84	
Aa	1	1'25	244	468	254	173	81	200	387	352	336	54	68	110	87	
<i>Pl. xene</i>																
Pg	14	1'25	308	536	349	228	121	128	360	375	321	65	65	96	89	
Aa	6	1'20	249	445	245	162	81	154	320	343	304	55	66	93	95	
<i>Pl. vindobonensis</i>																
Weibchen	1	—	700	1180	840	570	270	172	675	650	565	71	68	104	84	
Mikro- gyne	1	2'25	405	760	460	340	120	130	525	570	500	61	74	92	95	
<i>Pl. pygmaea</i>																
Weibchen	1	—	583	973	726	510	216	—	567	560	460	75	70	101	81	
Arbeiterin	12	—	—	—	—	—	—	—	376	400	—	—	—	94	—	

schwankt in den drei stärksten Kolonien zwischen 3'3 : 1 und 3'7 : 1. Insgesamt, einschließlich der schwächeren Kolonien, ergibt sich ein Verhältnis von 3'4 : 1. Das Zahlenverhältnis Pg/Ag schwankt wohl von Volk zu Volk beträchtlich, in Summa sind jedoch beide ungefähr gleich stark vertreten.

*A. regis* (Karawajew, 1931) nov. comb.

Synon.: *Plagiolepis regis* Karawajew, 1931, (p. 312—314, Fig. 3) partim: Weibchen, nec Arbeiterin.

Locus typicus: Machatschkala, Daghestan.

Die Abbildungen, die Karawajew von dieser Art gibt, weisen auf die sehr nahe Verwandtschaft seiner Weibchen und Männchen mit *A. ampeloni* hin. Die in der Originalarbeit nicht als solche erkannten Wirtsarbeiterinnen gehören nach der Fühlergeißelformel dem *vindobonensis*-Typ an: Das zweite Geißelglied ist das kürzeste. Die Zeichnungen Karawajew's dürften mit Hilfe eines Zeichenapparates angefertigt und daher maßhaltig sein. Allerdings fehlt ein Bezugsmaßstab, der hier aus der Relation der für *regis* angegebenen Körperlängen mit jenen von *ampeloni* für Tabelle 1 errechnet wurde. Die in der Tabelle für *A. regis*

Tabelle 2:

Anzahl der vier Morphen von *A. ampeloni* in den sechs bisher aufgefundenen Kolonien

Kolonie	Pg	Ag	Pa	Aa
1	10	13	—	77
2	2	—	—	13
3	2	10	—	44
4	44	26	1	249
5	—	—	—	3
6	2	9	—	11
Summe	60	58	1	397

zusammengestellten Meßwerte wurden somit durch Umrechnung der aus den Originalzeichnungen gemessenen Werte erhalten. Ein solches Vorgehen ist, die Maßhaltigkeit der Zeichnungen vorausgesetzt, insofern gerechtfertigt, als ein Irrtum bei der Ermittlung des Abbildungsmaßstabes zwar die Absolutwerte fälscht, die Indizes (TI, MI, CI, SI) als Relativzahlen jedoch nicht verändert.

**Pterogyne:** Gesamtlänge 1'50 mm; weitere Maße und Indizes Tabelle 1 und Abbildung 1, 2. Aus der Artbeschreibung seien jene Merkmale hervorgehoben, welche zur Unterscheidung von *A. ampeloni* dienen.

**Kopf:** Kürzer als breit, hinten breiter, Augen vor der Mitte der Kopflänge, Clypeus bei Betrachtung von vorn konkav. Länge der Geißelglieder (wird als „gleich wie beim Arbeiter“ angegeben): Das zweite Geißelglied ist das kürzeste (bei *A. ampeloni* und *Pl. xene* das dritte!). Ob Karawajew die Fühlergeißelformel der Weibchen und Männchen mit jener der Wirtsarbeiterinnen wirklich genau verglichen hat, kann nicht beurteilt werden. Es wäre denkbar, daß er die *vindobonensis*-artige Geißelformel der von ihm irrtümlich zu *regis* gestellten Arbeiterinnen zur Grundlage genommen und sie auch den Geschlechtstieren zugeschrieben hat, ohne sich von der Richtigkeit dieses Analogieschlusses ausdrücklich zu überzeugen. Die Abbildungen des Kaurandes der weiblichen Mandibel von *regis* erinnert an die Form der männlichen Mandibel bei *ampeloni*.

**Apteraner:** Gesamtlänge 1'25 mm; weitere Meßwerte und Indizes Tabelle 1 und Abbildung 1, 2.

**Kopf:** Clypeusvorderrand in der Mitte konkav. Dieser Medianeindruck des Clypeus ist auch auf der Originalzeichnung abgebildet. Ein solcher fehlt bei *ampeloni* in allen vier Formen ausnahmslos. Augen vor der Mitte der Kopfseiten. Mandibeln „schief abgestutzt, zahnlos“.

**Genitalanhänge:** Karawajew gibt eine Profilabbildung der Genitalien *in situ*. Sie gleicht der Darstellung der Genitalien von *A. ampeloni* (Pa Abb. 5, Aa Abb. 14) sehr stark. Karawajew ist allerdings der Irrtum unterlaufen, daß er die hakenförmige Volsella für die

Sagitta hielt. Ob die Volsella von *A. regis* auch in Wirklichkeit unbeborstet und schlanker ist als bei *A. ampeloni*, oder ob diese Differenz nur auf ungenaue Beobachtung bei Anfertigung der Zeichnung zurückgeht, muß ebenfalls offen bleiben.

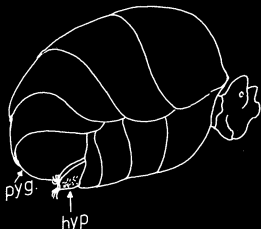


Abb. 20: *A. ampeloni*, Pterogyne, Gaster. hyp. Hypopygium, pyg. Pygidium.

Karawajew fand eine Kolonie von *A. regis* am 22. Juli 1930 unter einem Stein am Bergabhang bei Machatschkala und bemerkt dazu: „Massenhaft geflügelte Weibchen und in weit geringerer Zahl Arbeiterinnen und Männchen“.

#### Genus *Plagiolepis* Latreille

*Pl. (Paraplagiolepis) xene* (Stärcke, 1936) nov. subgen., nov. comb.

Die Aufstellung dieses neuen Subgenus mit der bisher einzigen Art, die ursprünglich dem Subgenus *Plagiolepis* zugeordnet worden war, rechtfertigt sich aus dem grundlegend abweichenden Bau der männlichen Genitalorgane und des weiblichen Hypopygiums, dem weitgehenden Verlust des Sexualdimorphismus und dem Besitz von ungeflügelten Männchen (Apteraner), deren Thorax denselben Bauplan wie die apteren Formen der Gattung *Aporomyrmex* aufweist.

Pterogyne (Abbildung 8): Meßwerte und Indizes in Tabelle 1 und Abbildung 1, 2. Für den Subgeneristatus von Bedeutung ist der von den Wirtsarten (*Pl. pygmaea* und *vindobonensis*) abweichende Bau des Hypopygiums (Tabelle 7, Abbildung 16 bis 18). Dessen Ventralfläche trägt zwei lange Tastborsten, die nicht wie bei *pygmaea* oder *vindobonensis* glatt, sondern gefiedert sind. Der Terminaltubus ist mit seinen Längsrippen zum Großteil in das Endstück der Hypopygfläche einbezogen und daher

nicht zylinder-, sondern kegelstumpfförmig. Anstatt mehr als 30 relativ breiter, lanzettförmiger, strahlig angeordneter Terminallamellen (*pygmaea*, *vindobonensis*), finden wir bei *xene* nur zirka 20 borstenartig schmale und spitze, aufrechtstehende Terminallamellen, welche durch Form und Stellung nur schwer von den 6 (anstatt 10 bei *pygmaea* und *vindobonensis*) mehr ventral angeordneten Terminalborsten unterscheidbar sind.

Apteraner (Abbildung 9): Meßwerte und Indizes nach Material aus Jugoslawien siehe Tabelle 1 und Abbildungen 1, 2. Die Männchen dieses Neufundes von der Insel Krk besitzen ausnahmslos 12 Fühlerglieder, während bei den Männchen aus der Südschweiz nach Kutter (1952) auch 11gliedrige Fühler vorkommen.

Thorax: Verkleinertes Scutum und Scutellum wie bei den apteren Formen von *Aporomyrmex*. Das Proscutellum ist jedoch nicht völlig rückgebildet, Reste sind als schulterartige, von oben gesehen dreieckige Höcker erhalten geblieben und schieben sich beiderseits zwischen Scutum und Scutellum. In der Mitte sind diese beiden letzteren Teile nicht wie bei den Weibchen durch eine schmale Brücke, sondern nur durch eine

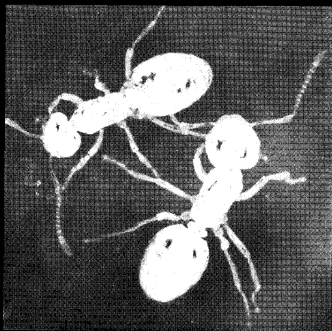


Abb. 21: *A. ampeloni*. Apterogyne (rechts unten), Apteraner (links oben).

Naht voneinander getrennt. Die Flügelrudimente sind deutlicher als kurze Lappen erkennbar als bei den apteren Formen von *A. ampeloni*. Der Petiolus des Männchens gleicht, zum Unterschied von jenem des Weibchens, stark dem Petiolus von *A. ampeloni*.

Genitalorgane (Tabelle 6, Abbildungen 14, 15): Schon Kutter (1952) verweist auf die besonders schlanke und lange Form der Volsellen und Sagitten und gibt auch eine Dorsalansicht der Genitalien in situ, welche allerdings auf Details, insbesondere die Behorftung, nicht genügend Bezug nehmen kann. Doch sind deutlich zu erkennen: Die riesigen Squamulae, die schlanken, relativ kleinen Stipites; die Sagitten sind nicht von der Fläche sondern von der Schmalseite gesehen und zeigen daher nicht ihre typische Form. Ein von Kutter freundlicherweise zur Verfügung gestelltes Männchen aus dem Tessin ermöglichte den Vergleich mit den Männchen von dem neuen jugoslawischen Fundort. Die Genitalien stimmen bis in Einzelheiten völlig miteinander überein. Die Abbildung 14 ist nach einem Männchen aus Jugoslawien, Abbildung 15 jedoch nach dem

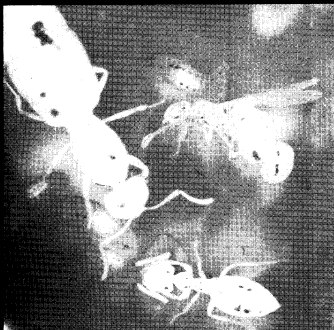


Abb. 22: *Pl. xene*, Paarung (nicht ausgefärbte Jungtiere) in einer *Pl. pygmaea*-Kolonie (links *pygmaea*-Weibchen, unten *pygmaea*-Arbeiterin).

Tessiner Männchen gezeichnet. Wesentlich verschieden von den Genitalien der beiden Wirtsarten *Pl. pygmaea* und *vindobonensis* (Abbildung 13 und 15) sind: Die langgestreckte, dem Ende zu etwas dorsal aufgebogene Sagitta mit 8 bis 9 kleinen Zähnen und vor allem die stilettförmige, bis an die scharfe Spitze kurz bedornete Volsella, welche bei den beiden Wirtsarten bananenförmig und völlig nackt ist. Auf die funktionelle Bedeutung dieser Unterschiede wird noch näher einzugehen sein.

## Diskussion des systematischen Ranges der arbeiterinnenlosen Plagiolepis-Parasiten

### Taxonomische Problemstellung

Bei Neuaufstellung überspezifischer Kategorien von sozialparasitischen Ameisen mahnen zwei Argumente zu erhöhter Vorsicht:

1. Der Grundsatz, daß solche Arten mit den Wirtsarten meist verwandt, oft sogar sehr nahe verwandt sind.

2. Vielen der sozialparasitischen Arten, auch solchen aus verschiedenen Unterfamilien, sind eine Reihe meist recht auffälliger Umbildungen gemeinsam (oft wird auch von Rückbildungen, ja selbst von Degenerationserscheinungen gesprochen). Nach geltender Meinung haben Konvergenzerscheinungen für die Klassifikation nach phylogenetischen Grundsätzen nur geringes Gewicht. Solche Parasitenmerkmale sind: Verminderter Sexualdimorphismus; Einschränkung oder gänzlicher Verlust der Arbeiterkaste; Flügelverlust in einem der beiden Geschlechter, bzw. Reduzierung der Flügeladerung; schwächere Ausbildung der Mandibeln, Verlust oder Reduzierung der Kaurandbezahnung auch im weiblichen Geschlecht; Verminderung der Gliederzahl der Fühler und Taster; Vergrößerung oder Vergrößerung des Petiolus, bzw. auch des Postpetiolus.

### Der Weg zum Sozialparasitismus

Zum ersten Argument, Verwandtschaft von Parasit und Wirt, spielt der Weg, auf dem eine Ameisenart Sozialparasit geworden ist, die wichtigste Rolle. Über die mutmaßliche Entstehung des Sozialparasitismus bei den Ameisen gibt es eine umfangreiche Literatur. Einen modernen zusammenfassenden Überblick über die Gesamtproblematik, von der uns hier nur ein ganz bestimmtes Teilgebiet beschäftigt, gibt Stumper (1950). Er prägt für den Ameisensozialparasitismus den Terminus Myrmecobiose.

Schon Wasmann (1909) erkannte, daß (neben dem klassischen Beispiel des Überganges einst unabhängiger Arten zum Sozialparasitismus als Folge einschneidender Umweltsveränderungen in vorgeschichtlicher



Abb. 23: *A. ampeloni*, Apterogyne und Apteraner, Beginn der Paarung. Nach Einführung der Sagitten klammert sich das Männchen am weiblichen Petiolus fest.

Zeit) auch die Entstehung sozialparasitischer Arten im Schoße der Mutterart anzunehmen sei. Tabelle 3 stellt einen Versuch dar, die mitteleuropäischen Parasitenameisen nach solchen Gesichtspunkten zu gruppieren.

**Meuchelparasiten:** Zur ersten Gruppe, den Meuchelparasiten, bei denen sich die ehemalige Selbständigkeit vor allem auch dadurch manifestiert, daß bei fast allen Arten die Wirtsweibchen durch den Parasiten selbst oder von den Wirtsarbeiterinnen gewaltsam beseitigt werden, gehören alle temporär parasitischen Arten (Gründungsparasiten: Arten der Gattung *Formica*, *Lasius*, *Bothriomyrmex*) und zwei Teilgruppen permanenter Sozialparasiten: Solche, die nach der Beseitigung der Wirtskönigin den ausbleibenden Nachschub an Wirtsarbeiterinnen durch Brutraub aus fremden Nestern der Wirtsart zu ergänzen verstehen (*Dulosis*: *Polyergus*, *F. sanguinea*, *Harpagoxenus*, *Chalepoxenus*, *Strongylognathus huberi* u. a.) und eine kleinere zweite Teilgruppe von Arten, die, so weit bis heute bekannt ist, auf einen Wirtsnachschub verzichten, deren Kolonien daher durch das Aussterben der Wirtsarbeiterinnen zugrunde gehen (*Epimyrma*).

**Bettelameisen:** Hier interessiert jedoch vor allem jene zweite Gruppe von Sozialparasiten, von denen man annehmen darf, daß sie nach ihrer genetischen Abspaltung von der Mutterart niemals selbständig

geworden, sondern als permanente, zumeist anbeiterinnenlose Sozialparasiten im Verband der Stammart verblieben sind (Bettelameisen). Diese zunächst kleine Gruppe ist in den letzten Dezennien in Europa um etliche Neufunde bereichert worden (Kutter 1945, 1950, 1967, Buschinger 1967, Le Masne 1956 a). Tabelle 3 nennt die vermutlich hier einzureihenden Arten. Für diese Entstehungsweise des Sozialparasitismus sprechen mehrere Tatsachen: Parasit und Wirt sind meist nahe, oft sogar sehr nahe verwandt (*Pl. grassei/Pl. pygmaea*; *L. kutteri/L. aceroorum* u. a.), so daß die Unterscheidung des Parasiten vom Wirt oft nur dem geübten Fachmann möglich ist; die Wirtsköniginnen werden (zum Unterschied von den Meuchelparasiten) nicht beseitigt, Wirt und Parasit halten — bei völliger Brutgemeinschaft — jeder seinen eigenen Fortpflanzungszyklus aufrecht. Diese Friedfertigkeit resultiert aus dem ununterbrochenen Zusammenleben der beiden Arten von Anbeginn, so daß es zur Bildung von Aversionen oder gar von komplizierten Mordriten, wie zum Beispiel bei *Epimyrma* oder *Bothriomyrmex*, gar nicht kommen

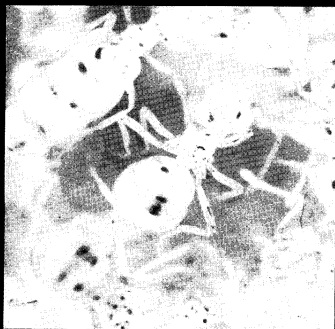


Abb. 24: *A. ampeloni*, Apterogyne auf dem Eihaufen in typischer Ovipositionsstellung. Der Gaster wird so tief wie möglich in den Eihaufen geschoben.



Tabelle 3:

Versuch einer Gliederung der mitteleuropäischen Parasitenameisen  
nach ihrer Entstehungsgeschichte

Sozialparasitische Ameisen: Nest- und Brutgemeinschaft mit  
der meist  $\pm$  nahe verwandten Wirtsart.

<b>Meuchelparasiten</b> Ehemals selbständige Arten durch einschneidende Umweltsveränderungen zum Parasitismus gedrängt. Wirtsköniginnen werden gewaltsam beseitigt.		<b>Bettelameisen</b> Arten, die nie selbständig waren, entstanden im Schoße der Mutterart. Wirtsköniginnen werden nicht beseitigt.	
<b>1. Temporäre Sozialparasiten</b> (Gründungsparasiten); mono- bzw. polygyne Arten bei mono- bzw. polygyenen Wirten ( <i>Lasius</i> , <i>Formica</i> , <i>Bothriomyrmex</i> ).		<b>Permanente Parasiten bei polygyenen Arten; meist ohne Arbeiterkaste, Verzicht auf Eigenstaatlichkeit</b>	
<b>2. Permanente Sozialparasiten</b> ohne Wirtsnachschub (daher kurzlebige Kolonien) <i>Epimyrmica</i> : Mit oder ohne Arbeiterkaste monogyn bei vorwiegend monogynen Arten.		<i>Leptothorax kutteri</i> , <i>L. goesswaldi</i> , <i>L. buschingeri</i> <i>Doronomyrmex pacis</i> <i>Sifolinia karawajewi</i> <i>S. laurae</i> <i>Myrmica myrmecoxena</i> <i>M. myrmicophila</i> <i>Plagiolepis grassei</i> (mit Arbeiterinnen) <i>Pl. xene</i> <i>Aporomyrmex ampeloni</i> <i>A. regis</i>	
mit Wirtsnachschub durch Brutraub (Dulosis) meist stark gestaltlich und verhaltensmäßig spezialisiert <i>Formica sanguinea</i> <i>Polyergus rufescens</i> <i>Chalepoxenus gribodoi</i> <i>Harpagoxenus sublaevis</i> <i>Strongylognathus</i> <i>spp.</i>			

Nicht sicher in dieses Schema einzuordnen (sehr alte, abgeleitete Arten):

*Strongylognathus testaceus* (ehemals dulotisch).

*Anergates atratulus*

*Teuleutomyrmex schneideri*.

konnte. Voraussetzung für dieses dauernde Zusammenleben ist die obligate oder fakultative Polygynie von Wirt und Parasit. Tatsächlich sind, so weit das heute überblickbar ist, alle mitteleuropäischen Bettelameisen polygyn und leben bei polygyenen Wirten; das Fehlen der Arbeiterkaste bei der überwiegenden Zahl der Arten (die einzige Ausnahme macht *Pl. grassei* mit ihrer offensichtlich rudimentären Arbeiterkaste) erzwingt von sich aus die parasitische Lebensweise. Zumindest bei den jungen, vom Wirt noch kaum differenzierten Arten darf man die Arbeiterlosigkeit nicht als einen nachträglichen Verlust annehmen. Entstehung der Art und Beginn der Parasitenlaufbahn müssen daher

zeitlich zusammengefallen sein. Arbeiterlosigkeit ist jedoch kein ausschließliches Kriterium der Bettelameisen, wenngleich bei ihnen diese Erscheinung dominiert. Die Gattung *Epimyrma* als typischer Vertreter der Meuchelparasiten mit strenger Monogynie weist neben Spezies mit eigenen Arbeiterinnen auch arbeiterrinnenlose Arten auf.

Schließlich gibt es auch Beispiele von rezenten Arten, bei denen sich die Artabspaltung und der Übergang zum Parasitismus gerade anzubahnen scheinen. Dabei spielt offensichtlich neu auftretender Polymorphismus, bzw. die Ausbildung von Geschlechtstieren in zweierlei nicht durch Zwischenformen verbundenen Größen die ausschlaggebende Rolle. Dadurch können, bei sonst völliger genetischer Übereinstimmung, in ein und demselben Volk zwei getrennte Fortpflanzungskreise zustandekommen (sibling species). Folgendes Beispiel scheint das zu bestätigen.

Im Oberbergischen Land (Deutschland, Nordrhein-Westfalen) ist *Myrmica laevinodis* Nyl. eine der häufigsten Ameisen. Von dieser Art ist die gelegentliche Ausbildung geflügelter Mikrogyne bekannt, die übergangslos von den erheblich größeren Normalweibchen getrennt sind. In solchen Völkern findet man auch Männchen in vorwiegend zwei Größen, allerdings gibt es davon auch Zwischengrößen. Mehrjährige Beobachtungen des Autors zeigten, daß das Vorkommen der Mikrogyne in diesem Gebiet nicht beliebig verteilt ist, sondern gehäuft auftritt und daß bei Nestkontrollen etwa im Juli, wenn reichlich Puppen vorhanden sind, gebietsweise getrennt, zwei Volkstypen mit verschiedenem Bestand an Geschlechtstierpuppen zu unterscheiden sind: 1. Völker ohne Mikrogyne besitzen nur große Geschlechtstierpuppen, welche Normalweibchen und normale Männchen ergeben. 2. Völker, in denen neben meist mehreren Normalköniginnen eine Vielzahl an Mikrogyne vorhanden ist (Kolonien, die neben Mikrogyne keine Normalweibchen enthielten, wurden nicht angetroffen), besitzen nur kleine Geschlechtstierpuppen, welche Mikrogyne und vorwiegend kleine Männchen ergeben. Trotz des Vorhandenseins von Normalweibchen scheint also die Entwicklung von Geschlechtstieren normaler Größe in solchen Völkern unterdrückt zu sein. Die Trennung der sonst durchaus homogenen Art in zwei Fortpflanzungskreise hat in diesem Gebiet vielleicht schon begonnen. Die Voraussetzung für eine weiterhin divergente Entwicklung und den schließlichen Zerfall von *M. laevinodis* in zwei Arten, von denen die mikrogyne Art u. U. Bettelameise bei der Stammart bleiben wird, wäre gegeben. Ob aus befruchteten Eiern der *laevinodis*-Mikrogyne Normalweibchen entstehen können, erscheint dem Autor auf Grund der geschilderten Populationsverhältnisse in den mit Mikrogyne infizierten Völkern als unwahrscheinlich, es ist sogar möglich, daß solche Eier auch nicht Arbeiterinnen, sondern wiederum nur Mikrogyne ergeben. Zuchtversuche in Kunstnestern werden darüber Auskunft geben.

## Entwicklungstendenzen der Bettelameisen

Müssen Bettelameisen immer mit dem Wirt nahe verwandt sein? Selbstverständlich werden sich Wirt und Parasit nach der einmal erfolgten genetischen Spaltung der Stammart in zwei konnexlose Fortpflanzungskreise immer weiter auseinanderentwickeln. Vor allem Kutter weit darauf hin, daß die intensive Brutpflege bei den Ameisen eine Verminderung der Auslese bedeutet. Unter den auftretenden Mutationen können im Staatsverband selbst jene Formen lebensfähig bleiben, welche bei solitärer Lebensweise unweigerlich zugrundegehen müßten. Dies gilt allerdings nur so lange, als sich die Neubildungen in das Brutpflegeschema und in das gesamte Verhaltensschema der Art noch einfügen lassen. Der weitere Entwicklungsweg der im Schoße der Wirtsart entstandenen Parasitenart wird sich daher auf dem schmalen Pfade bewegen müssen, der zwischen „verringelter Auslese durch Brutpflege“ und der Notwendigkeit des „Eingepaßtseins in das Verhaltensschema der Wirtsart“ verbleibt. Das bedeutet unter anderem, daß in der Folge die Differenzierung der Parasitenart bei jenen Merkmalen, die vom Wirt als „fremd“ erkannt werden können, das sind zum Beispiel bestimmte soziale Verhaltensweisen, der äußere Habitus (der selbstverständlich nicht mit dem vom Forscher durch das Auge empfundenen Habitus übereinstimmen muß) usw., langsamer und in geringerem Ausmaß erfolgen wird, als dies bei rein speziesbezogenen Merkmalen, wie Fortpflanzungsorganen, Kopulationsverhalten u. a., der Fall sein kann. Die Parasiten bleiben dem Wirt, dessen Umwelt sie bis in die Einzelheiten teilen, „habituell“ ähnlich (was in weiterer Folge schließlich als Konvergenzerscheinung gewertet werden könnte), obwohl sie sich genetisch schon weit von der Stammart entfernt haben.

Da die Speziesentstehung bei den Bettelameisen also nicht durch raumzeitliche Trennung allmählich vollzogen werden kann, muß die endgültige Loslösung von der Mutterart durch Errichtung einer Sterilitätschranke erfolgen, sei es primär durch mutuell entstandene Unvereinbarkeit der Chromosomensätze oder durch tiefgreifende Abwandlung des Kopulationsapparates, die in relativ wenigen Mutationsschritten geschehen muß, so daß der Lostrennungsprozeß nicht durch Kreuzungsvorgänge wieder aufgehoben werden kann.

Man wird versucht sein, die Hypothese von dem geringeren Freiheitsgrad der habituellen Auslese bei den Bettelameisen etwa damit zu widerlegen, daß man auf die großen habituellen Verschiedenheiten zwischen Wirt und Parasit hinweist, die zum Beispiel bei *Harpagoxenus*, *Epimyrma* oder *Polyergus* — also bei Meuchelparasiten — bestehen. Dabei ist folgendes zu bedenken.

Die Königin hat im Ameisenstaat zentrale Bedeutung, sie ist das Maß aller Dinge. Wenn bei den Meuchelparasiten die Wirtskönigin erst

einmal nach dem vorgeschriebenen Ritual beseitigt ist, erfolgt die unwiderrufliche Adoption des Parasitenweibchens durch die Wirtsarbeiterinnen. Dieses Weibchen ist für sie nun die Keimzelle des Volkes, die Königin. Ihre Art bestimmt das weitere Staatsleben.

Bei den Bettelameisen liegen die Verhältnisse ganz anders. Da die Wirtsköniginnen nicht beseitigt werden, bleiben sie weiterhin der Mittelpunkt des Volkes. Die Parasitenweibchen werden von den Wirtsarbeiterinnen nicht als Königinnen sondern wie Arbeiterinnen oder gar nur wie geduldete Gäste behandelt. Es dürfte kein Zufall sein, daß die Weibchen der Bettelameisen die Wirtsarbeiterinnen an Größe nicht übertreffen. Selbst bei polygynen Arten mit ihrer größeren Toleranz gegenüber nestfremden Weibchen bedeutet dieses Aschenbröddasein für den Parasiten einen erheblichen biologischen Nachteil.

Während bei den Meuchelparasiten biologische Höchstleistungen in dem elegant durchgeführten Meuchelmord an der Rivalin, auch in perfekter Technik des Brutraubes erzielt werden, ist die Stoffrichtung der Entwicklung bei den völlig auf Eigenstaatlichkeit verzichtenden Bettelameisen in der Erhöhung der Vermehrungsrate und in extremer Anpassung an das allgemeine Verhaltensschema des Wirtes zu suchen.

Bei Anwendung all dieser Überlegungen auf die *Plagirolepis*-Parasiten ergibt sich:

Mit ziemlicher Sicherheit sind diese Arten nie unabhängig gewesen und daher zu den Bettelameisen zu zählen. Reiht man sie nach zunehmender Differenzierung vom Wirt, so bildet *Pl. grassei*\*) als wirtsähnlichste Art das jüngste Glied dieser Kette, äußerlich morphologisch und habituell noch ganz der Wirtsart (*Pl. pygmaea*) zugehörig, nur die geringe Größe des Weibchens deutet auf das Parasitendasein hin. Ihre Entstehung im Schoße der Wirtsart ist kaum anzuzweifeln. Auch *Pl. (Paraplagiolepis) xene* weist in seiner äußeren Morphologie noch sehr viele Anklänge an die Wirtsart auf, während *A. regis* und *A. ampeloni* dieser nur bei oberflächlicher Betrachtung noch ähnlich sind, bei genauerer Überprüfung aber mit ihr nicht mehr viel gemeinsam haben. Diese beiden letzteren Arten dürften schon ein beträchtliches Alter aufweisen. Da sie jedoch in ihrer Lebensweise und insbesondere in ihrem Verhalten bei der Neuinfektion von Wirtskolonien keine prinzipiellen Unterschiede zu *Pl. grassei* und *Pl. xene* zeigen, besteht kein vertretbarer Grund, für jene einen anderen Weg zum Parasitismus anzunehmen als für diese.

Unsere Überlegungen haben auch ergeben, daß der Schwerpunkt der Artdifferenzierung bei den Bettelameisen besonders bei den wirtsunab-

---

\*) Ich bin Herrn Dr. Kutter für die leihweise Überlassung seiner einzigen Sammlungsstücke zu diesen Untersuchungen sehr zu Dank verpflichtet.

hängigen Merkmalen (Fortpflanzungsorgane, Kopulationsverhalten), weniger in Veränderungen des allgemeinen Habitus zu suchen sein wird. Das bedeutet jedoch auch, daß den wenigen klar fixierten Differenzierungen der äußeren Morphologie (Fühler-, Tasterglieder, Mandibelform, Petiolusform u. a.) bei den *Plagiolepis*-Parasiten kein geringeres klassifikatorisches Gewicht zukommen wird als bei unabhängigen Arten. Wenn die früher angeführten Parasitenmerkmale sich im Einzelfall innerhalb der Art als weitgehend konstant erweisen, können sie ohne weiteres für die Art diagnose und, wenn die Differenzen groß genug sind oder eine genügend große Zahl kleinerer solcher konstanter Merkmalsunterschiede zur Verfügung stehen, auch zur Trennung von Gattungen ausreichen. Die Konvergenz von Parasitenmerkmalen kann nur die Berechtigung des Zusammenschlusses einzelner sich vorwiegend in solchen Merkmalen ähnlicher Taxa in Zweifel stellen, nicht aber deren Trennung, auch wenn vorwiegend solche Parasitenmerkmale zur Unterscheidung herangezogen werden.

#### Synopsis rangbestimmender Merkmale der arbeiterinnenlosen *Plagiolepis*-Parasiten und ihrer Wirte

**Der Sexualdimorphismus:** Ein typisches Merkmal der arbeiterinnenlosen *Plagiolepis*-Parasiten ist der weitgehende Verlust der sekundären Geschlechtsmerkmale beim Männchen. Die beiden mitteleuropäischen Wirtsarten *Pl. pygmaea* und *Pl. vindobonensis* zeigen dagegen einen durchaus normalen Sexualdimorphismus. Ihre Männchen besitzen den typischen kurz-rundlichen Kopf mit hochgewölbten, großen Komplexaugen (Abbildungen 10 und 11); 12gliedrige Fühler (anstatt 11gliedrige beim Weibchen); dreizählige, aber relativ große und gut ausgebildete Mandibeln (beim Weibchen 5zählige); die Schuppe ist niedrig, ihre Oberkante in Frontalansicht sehr breit und gerade, die Stigmen befinden sich an den beiden ziemlich scharfen oberen Schuppenecken (bei der schmalen Schuppe des Weibchens befinden sich die Stigmen etwa auf halber Höhe der Seitenkanten); Thorax typisch männlich, mit hochgewölbtem mächtigem Scutum. In Seitenansicht ist dieses viel höher als das Pronotum (Abbildung 10).

*Pl. (Paraplagiolepis) xene*: Das Männchen ist im Durchschnitt kleiner als das Weibchen (Tabelle 1, Abbildungen 1, 2), seine Kopfform gleicht fast völlig der des Weibchens (Abbildungen 8 und 9), der durchschnittliche Kopfindex ist etwas kleiner als bei diesem. Die Fühler sind 12gliedrig (beim Weibchen 11 Glieder). Nach Kutter (1952) kommen bei den Männchen aus Roveredo (Misox, Schweiz) ausnahmsweise auch Männchen mit 11gliedrigen Fühlern vor; dort scheint dieser Sexualunterschied schon im Abbau begriffen zu sein. Dagegen sind unter den Männchen aus dem für diese Untersuchungen verwendeten reichlichen Material

aus Jugoslawien nur solche mit 12gliedrigen Fühlern zu finden. Die Mandibeln gleichen völlig denen des Weibchens und sind wie bei diesem 4- (undeutlich) 5zählig. Der Petiolus des Männchens ist niedrig, seine Oberkante breit, gerade bis leicht konkav, die Ecken abgerundet; die Stigmen befinden sich fast auf der Höhe der Ecken; beim Weibchen ist die Schuppe schmäler, die Stigmen sind weiter unterhalb der Ecken als beim Männchen. Die besondere Form des Thorax ist, wie noch gezeigt wird, kein echtes sekundäres Geschlechtsmerkmal. Damit erschöpft sich der Bestand an solchen Merkmalen bei dieser Art auf Unterschiede der Körpermaße, der Kopfindizes (CI und SI), der Zahl der Fühlerglieder (teilweise unsicher) und auf die unterschiedliche Form des Petiolus. Körpermaße und Indizes der beiden Geschlechter lassen sich jedoch nur bei Verfügbarkeit eines größeren Materials signifikant verwerten.

*Aporomyrmex regis*: Die Originalbeschreibung (Karawajew, 1931) beantwortet nicht sämtliche hier in Betracht kommenden Detailfragen. Nach den Zeichnungen (l. c. Seite 313, Abbildung 3) zeigt das Männchen einen in der Mitte konkaven Clypeus-Vorderrand, im Text wird dieser Umstand auch für das Weibchen genannt. Die Zahl der Fühlerglieder bleibt unerwähnt. Allein die Form der Mandibeln (Männchen: „schief abgestutzt, zahnlos“, Weibchen: laut Zeichnung zahnlos, Kaurand in der Mitte tief eingekerbt) stellt ein klares sekundäres Geschlechtsmerkmal dar; wenn man wieder die Flügellosigkeit des Männchens für diesen Zweck unberücksichtigt läßt.

*Aporomyrmex ampeloni*: Die sekundären Geschlechtsmerkmale sind auch bei dieser Art auf ein Minimum, nämlich auf die Form der Mandibeln, beschränkt (Männchen: Mandibeln zahnlos, Kaurand scharf eingekerbt, Weibchen: zahnlos, Kaurand gewellt; siehe Abbildungen 3 bis 7). Alle sonstigen Sekundärmerkmale, so die Zahl der Fühlerglieder, die Form des Thorax und des Petiolus (Abbildungen 3 und 5, bzw. 4 und 7) stimmen in beiden Geschlechtern überein. Die Petiolusstigmen befinden sich in beiden Geschlechtern bei Profilansicht an den Seitenkanten auf der Höhe der Basis des frei aufragenden Teiles der Schuppe. Das geflügelte Männchen (Abbildung 5) stimmt also mit dem geflügelten Weibchen so weitgehend überein, daß es als extremer Gynaecaner zu bezeichnen ist. Aber auch die ungeflügelten Morphen beider Geschlechter (Ag und Aa) stimmen im selben Umfang und in denselben Punkten überein.

Der Polymorphismus: Besonderer Polymorphismus, bzw. der Besitz von ungewöhnlichen Morphen ist nicht in erster Linie ein Merkmal sozialparasitischer Arten. Ungeflügelte Weibchen (Ergatogynen) kommen bei vielen, auch bei unabhängig lebenden Arten vor; bei einigen solcher Arten sind sie sogar die einzige auftretende Form fruchtbarer Weibchen. Ebenso treten auch ungeflügelte Männchen als Ergataner bei

einigen nichtparasitären Arten auf. Echte Gynaecaner (Wheeler, 1910), und als solche müssen die Männchen der arbeiterlosen *Plagiolepis*-Parasiten aufgefaßt werden, sind jedoch bisher nur bei Sozialparasiten bekannt. Kutter (1952) hat schon bei *Pl. xene* mit Nachdruck auf den gynaecandrischen Charakter der Männchen hingewiesen.

Während die beiden mitteleuropäischen Wirtsarten (*pygmaea* und *vin-dobonensis*) geflügelte Weibchen und Männchen sowie ziemlich monomorphe Arbeiterinnen besitzen, ist bei *Pl. xene*, *A. regis* und *A. ampeloni* die Arbeiterkaste zwar unterdrückt, die freigewordene Polymorphie-Valenz scheint aber dadurch auf die Geschlechtstiere übergegangen zu sein. Die Neigung zur Heteromorphie ist überraschenderweise beim Männchen größer (*xene*, *regis*, zahlenmäßig betrachtet auch bei *ampeloni*) erfaßt aber bei *A. ampeloni* schließlich auch die Weibchen. Die Ausbildung ungeflügelter Geschlechtstierformen ist bei allen drei Arten einheitlich und im Bauplan genau umrissen. Läßt man die nur bei größerer Individuenzahl eindeutig erfassbaren Differenzen der Kopfindizes (Tabelle 1 CI und SI, Abbildung 2) außer acht, so beschränkt sich die Formverwandlung zur Gänze auf den Thorax, wobei nicht nur die Ausbildung der Flügel völlig unterbleibt: der dadurch möglich gewordene Verzicht auf die Flügelmuskulatur führt zu einer reduzierten Thoraxform, die aber noch deutlich näher zur Form des geflügelten Thorax gehört als etwa zu der üblichen Form des Arbeiterinnen-Thorax. Man könnte die neuen Morphen daher nicht zu Recht als Ergataner und Ergatogynen bezeichnen. Die allenfalls in Betracht kommende Klassifikation der Männchen als Gynaecaner würde jedoch lediglich die „Verweiblichung“ des männlichen Geschlechtes, das heißt, den Verlust der sekundären Geschlechtsmerkmale hervorheben ohne deutlichen Bezug auf die Flügellosigkeit und die daraus sich ergebende Umformung des Thorax zu nehmen. Hier wurden daher für die sehr typische Form der Ungeflügelten die Termini Apteraner (Aa) und Apterogyne (Ag) eingeführt. Sie mögen für die Benennung jener scharf definierbaren und durch keinerlei Übergänge mit den Geflügelten (sinngemäß Pterogyne, Pg und Pteraner, Pa genannt) verbundenen Formen reserviert bleiben, deren ungeflügelter Thorax einen reduzierten Geschlechtstiercharakter aufweist, welcher lediglich durch Verkleinerung des Mesonotums und durch verschiedene Proportionsänderungen, nicht aber durch umfassende Verschmelzungen einzelner Thoraxsklerite (allgemein repräsentiert beim Arbeiter-Thorax) zustandekommt.

Der Bauplan dieses „reduzierten Geschlechtstierthorax“ ist bei *Pl. xene*, *A. regis* und *A. ampeloni* prinzipiell gleich, Unterschiede zwischen den Arten bestehen lediglich in den Einzelabmessungen und den Indizes (Tab. 1, TI, MI, Abb. 1). Eine Ausnahme macht das Proscutellum, das beim Apteraner von *xene* und *regis* noch deutlich vorhanden ist, bei den Apteranern und Apterogynen von *ampeloni* aber fehlt.

*A. ampeloni* hat alle vier möglichen Kombinationen dieses Bauplanes verwirklicht, von *Pl. xene* und *A. regis* sind nur Pterogynen und Apteraner bekannt. Allerdings überwiegt auch bei *ampeloni* die Neigung zur Ausbildung apterer Morphen im männlichen Geschlecht. Das einzige bisher aufgefundene geflügelte Männchen darf angesichts der großen Zahl erbeuteter Stücke von den anderen Morphen als ein nur noch selten vorkommender Atavismus aufgefaßt werden, als ein Rückfall in eine früher vielleicht ausschließlich vorkommende Männchenform. Trifft diese Vermutung zu, dann kann von dieser Art erwartet werden, daß sie uns bei geeigneter Versuchsanstellung noch interessante Einblicke in die Kinderstube der Artentstehung gewähren wird.

Durch das Vorkommen des kompletten Satzes geflügelter und ungeflügelter Morphen bei *ampeloni* war es möglich, die allometrischen Verhältnisse der apteren und pteren Formen sowie der beiden Geschlechter genauer zu untersuchen. Die Ergebnisse zeigen eindeutig, daß die Genkomplexe „apter“ bzw. „pter“ einerseits und die Sekundärmerkmale „männlich“ bzw. „weiblich“ andererseits voneinander unabhängig sind. Anschaulich ausgedrückt besagt das: Nach einem Thorax kann mit Sicherheit zwar bestimmt werden, ob es sich bei dem Individuum um eine ptere oder aptere Form gehandelt hat, nicht aber, welches Geschlecht es hatte; umgekehrt kann nach einem Kopf (bzw. selbstverständlich auch nach dem Gaster) nur das Geschlecht eindeutig ermittelt werden (Mandibelform, bzw. Genitalien), nicht aber, ob es sich bei dem Tier um eine ptere oder aptere Form gehandelt hat. Dieses Prinzip der Unabhängigkeit der zwei Genkomplexe voneinander ist auch für *xene* und *regis* als gültig anzunehmen, auch wenn bei diesen die an sich möglichen Morphen Pteraner und Apterogyne latent bleiben und nicht verwirklicht werden. Die Thoraxform ist somit kein sekundäres Geschlechtsmerkmal, wie man auf Grund der Verhältnisse bei diesen beiden letzteren Arten anzunehmen versucht sein könnte.

Bei *A. ampeloni* vermag man zwar anhand der durchschnittlichen Maßzahlen von Kopf bzw. Thorax und Petiolus — genügend Einzelmessungen vorausgesetzt — die vier Formen ebenfalls zu unterscheiden (Tab. 1, Abb. 1 und 2), die Kopf- bzw. Thoraxindizes (CI, SI, TI, MI) dagegen ermöglichen nur die Trennung „pter“ oder „apter“ nicht aber die Bestimmung des Geschlechts.

Seinen klarsten zahlenmäßigen Ausdruck findet die Umformung des Thorax bei den *Plagiotelepis*-Parasiten durch den Thoraxindex. Er beträgt für den geflügelten Thorax 65 bis 69, für den ungeflügelten nur 54 bis 56. Die viel größeren Weibchen der Wirtsarten verfügen über ein relativ noch mächtigeres Mesonotum und dadurch über Thoraxindizes von 71 bis 75. Eine *vindobonensis*-Mikrogyne aus einer *ampeloni*-Kolonie zeigt trotz des stark reduzierten Mesonotums mit verkümmerten Flügeln (Abb. 12)



einen TI von 61, der immer noch größer ist als bei den Ungeflügelten der parasitischen Arten. Diese Zwergform paßt nicht in das Apterenschema.

Vier Geschlechtstiermorphen sind nicht nur bei *A. ampeloni* ausgebildet, auch bei *Ponera eduardi* Forel kommen Geflügelte und Ungeflügelte beiderlei Geschlechts vor, letztere sind aber Ergatogynen bzw. Ergataner, sie besitzen einen mehr der Arbeiterin verwandten Thorax. Le Masne (1956c) hat festgestellt, daß bei dieser Art ptere und aptere Geschlechtstiere nicht miteinander vermischt sondern nur in getrennten Kolonien leben. Bei *ampeloni* können, wie Tab. 2 zeigt, alle vier Morphen in derselben Kolonie nebeneinander vorkommen. Stä r c k e (1940) berichtet über zweierlei Weibchen und zweierlei Männchen bei der zu den Dolichoderinen gehörigen *Tecnomyrmex detorquens* Walker. Ob die ungeflügelten Männchen echte Apteraner sind, erscheint fraglich, obwohl sie sich nach Forel (1908) durch ein verkleinertes Mesonotum auszeichnen, von dem aber gesagt wird, „wie bei Pseudogynen von *Formica*“. Stä r c k e bezeichnet diese ungeflügelten Männchen mit Bezug auf Wheeler als „anteroposteriore Gynandromorphen“. Bei den zweierlei Weibchen liegt insofern vielleicht ein Irrtum vor, als Stä r c k e befruchtete und daher Nachkommenschaft zeugende Arbeiterinnen neben den normalen geflügelten Weibchen als zweite Weibchenform anführt, aber keinerlei morphologische Besonderheiten dieser befruchteten Arbeiterinnen zu berichten hat.

Fühler und Taster: Eines der wichtigsten für alle Kasten gültigen Unterscheidungsmerkmale zwischen *Pl. pygmaea* und *Pl. vindobonensis* ist die Fühlerformel (Tab. 4). Während bei *pygmaea* das zweite und dritte Geißelglied gleich lang und jedes von diesen kürzer als die übrigen Geißelglieder sind, ist bei *vindobonensis* das zweite Geißelglied das kürzeste, alle übrigen, auch das dritte, sind länger. S a n t s c h i (1920) und L o m n i c k i (1925) haben diese hier nur kurz angedeuteten Verhältnisse klar dargelegt. Leider hat Stitz (1939) in seinem Standardwerk infolge einer irrtümlichen Wiedergabe die Verhältnisse sehr verwirrt, worauf schon Kratochvil (1944) hingewiesen hat, dem die Erstbeschreibung des Männchens von *Pl. vindobonensis* zu danken ist.

*Pl. xene* und *A. ampeloni* besitzen gemeinsam eine Fühlerformel, bei der das dritte Geißelglied das kürzeste der ganzen Geißel ist. Darauf weist für *Pl. xene* schon Stä r c k e (1936) hin. Diese Übereinstimmung der Fühlerformel erweckt wiederum den Anschein, als seien diese beiden Arten miteinander näher verwandt als mit den Wirtsarten. Über *A. regis* wurde schon im beschreibenden systematischen Teil die Vermutung geäußert, daß die Gleichheit der Fühlerformel dieser Art mit der *vindobonensis*-artigen Formel der als solche nicht erkannten Wirtsarbeiterinnen auf einem unzutreffenden Analogieschluß K a r a w a j e w ' s (1931) zurückgehen könnte. Solange diese Frage nicht eindeutig geklärt ist, kann die Übereinstimmung der Geißelformel von *xene* und *ampeloni*

Tabelle 4: Synoptische Übersicht morphologischer Details von Kopf und Petiolus

W Weibchen, M Männchen, A Arbeiterin

	<i>Pl. pygmaea</i>	<i>Pl. vindobonensis</i>	<i>Pl. xene</i>	<i>A. ampeloni</i>	<i>A. regis</i>
Ausgebildete Kasten	W, M, A, (Geschlechtstiere geflügelt)	W (Pg), M (Aa)	W (Pg, Ag), M (Pa, Aa)	W (Pg), M (Aa)	W (Pg), M (Aa)
Sexualdimorphismus (sekundäre Geschlechtsmerkmale)	Alle sekundären Geschl. normal ausgebildet	beschränkt auf Körpergröße und Ausbildung des Petiolus (+ Zahl der Fühlerglieder)	Form (Breite) des Petiolus	beschränkt auf Körpergröße und Ausbildung des Mandibelkaurandes	
Größte Kopfbreite (M und W)	hinter der Mitte der Kopflänge	in der Mitte der Kopflänge	in der Mitte der Kopflänge	W vor, M fast in der Mitte der Kopflänge	W in, M hinter der Mitte der Kopflänge
Lage der Komplexaugen (W, M)	vor der Mitte der Kopflänge	in der Mitte der Kopflänge	in der Mitte der Kopflänge	W vor, M fast in der Mitte der Kopflänge	W vor, M fast in der Mitte der Kopflänge
Clypeusvorderrand	W stark konvex, M konvex	W und M stark konvex	W und M mäßig konvex	W und M mäßig konvex	W und M mäßig konvex
Zahl der Fühlerglieder	W 11, M 12	W 11, M 12	W 11, M 12?	W 11, M 12	?
1. bis 4. Geißelglied M und W	2 = 3 < 1, 4	2 < 1, 3, 4	3 < 1, 2, 4	3 < 1, 2, 4	2 < 1, 3, 4 ?
Mandibeln	5zählig	5zählig	4–5zählig	Apikalzahn + gewellter Kaurand	zahnlos mit ausgekerbtem Kaurand
W	5zählig	5zählig	4–5zählig	zahnlos mit ausgekerbtem Kaurand	ungezähnt, schief abgestutzt
M	5zählig	5zählig	4–5zählig	zahnlos mit ausgekerbtem Kaurand	abgestutzt
Maxillartasterglieder	6	6	6	(3–)4	?
W und M	6	6	6	(3–)4	?
Labialtasterglieder	4	4	4	1(–2)	?
W und M	4	4	4	1(–2)	?
Petiolus	schmal, Oberrand konvex	schmal, Oberrand fast gerade	schmal, Oberrand fast gerade	breit, Oberrand winkelig ausgeschnitten	breit, Oberrand winkelig ausgeschnitten
W	schmal, Oberrand konvex	schmal, Oberrand fast gerade	schmal, Oberrand fast gerade	breit, Oberrand winkelig ausgeschnitten	breit, Oberrand winkelig ausgeschnitten
M	rel. breit, Oberrand leicht konkav	rel. breit, Oberrand gerade bis winkelig ausgeschn.	rel. breit, Oberrand gerade bis winkelig ausgeschn.	breit, Oberrand winkelig ausgeschnitten	breit, Oberrand winkelig ausgeschnitten

nicht zu Recht als besonderes Verwandtschaftsmerkmal gewertet werden, da doch *regis* und *ampeloni* nach allen sonstigen Vergleichsmöglichkeiten miteinander viel näher verwandt sind als mit *Pl. xene*.

Die Maxillartaster sind bei *Pl. pygmaea*, *Pl. vindobonensis* und *Pl. xene* ausnahmslos 6-, die Labialtaster 4gliedrig (Tab. 4). *A. ampeloni* weist davon stark abweichend (5-) 4gliedrige Maxillartaster und (1-) 2gliedrige Labialtaster auf. Kusnezov (1954) betont, daß die Reduktion der Zahl der Tasterglieder nicht auf die sozialparasitischen Arten beschränkt sei und weist auf eine allgemeine derartige Entwicklungstendenz hin, die bei den verschiedenen Unterfamilien voneinander unabhängig und selbst innerhalb kleinerer systematischer Einheiten verschieden stark zum Durchbruch kommt, und die durch den Sozialparasitismus nur noch verstärkt wird.

Die Flügeladerung (Tab. 5): Der *Plagiolepis*-Vorderflügel weist die für die Formicinen typische abgeleitete Aderung auf (Abb. 10, 11), es fehlt lediglich die Discoidalzelle. Rsf1 + m-cu (Basalis) ist immer gut ausgebildet, ebenso Cu-A und Mf4. Karawajew (1909, p. 45, Fig. 19) gibt zwar für seine *Pl. pygmaea* aus Turkestan eine abweichende Flügelabbildung. Cu-A ist bei dieser nur stummelförmig, Mf4 fehlt ganz, nur ihre Ansatzstelle an der Mf3 ist als kleine Ecke zu erkennen. Aber es ist fraglich, ob die Ameise, auf welche sich Karawajew's Abbildung bezieht, tatsächlich zu *pygmaea* gehört. Auch die Abbildung der männlichen Genitalorgane zeigt abweichende Verhältnisse, worauf noch hinzuweisen sein wird. Immerhin zeigt dieses Beispiel, daß die Ausbildung der Mf4-Ader im Subgenus *Plagiolepis* durchaus nicht konstant ist.

*Pl. (Paraplagiolepis) xene* (Abb. 9) weicht in der Flügeladerung von den beiden Wirtsarten nur durch die Rückbildung der Mf4 ab, die manchmal bis auf einen Stummel verkürzt ist, manchmal ganz fehlt. Im übrigen besteht völlige Übereinstimmung.

*A. regis*: Über die Flügeladerung dieser Art ist nichts bekannt.

Tabelle 5:

Synoptische Übersicht der Flügelnervatur

Flügel- nervatur:	<i>Plagiolepis pygmaea</i>	<i>Pl. vindo- bonensis</i>	<i>Pl. xene</i>	<i>Aporomyrmex ampeloni</i>
Rsf5	erreicht den Flügelrand			verkürzt
Radialzelle	geschlossen			offen
Rsf1 + m-cu	vorhanden			fehlt
Cubital- und Medianzelle	durch Rsf1 + m-cu (= Basalis) getrennt			verschmolzen
Mf4	gut ausgebildet		stummel- förmig	gut ausgebildet

*A. ampeloni* (Abb. 3, 5). weicht vom Grundschemata in zwei Merkmalen ab, die sonst sehr konstant sind: 1. Rsf5 ist verkürzt, die Ader mündet nicht wie sonst am Flügelrand in die Costa sondern endet kurz vorher abrupt (nicht verlaufend). Die von den beiden Adern eingeschlossene Radialzelle bleibt dadurch distal offen. 2. Die querstehende Ader Rsf1 + m-cu (Basalader) fehlt, ein Umstand der bei den Ameisen offensichtlich eine große Ausnahme darstellt. M + Cu-A geht ohne Knick oder Richtungsänderung gerade in die Mf3 über. Die Median- und die Cubitalzelle sind dadurch zu einer langgestreckten Medio-Cubitalzelle verschmolzen, die dadurch wieder etwas verkürzt wird, daß das Pterostigma mit der Querader 2r näher zur Flügelbasis gerückt ist; daher entspringt 2r bei *ampeloni* etwa auf der Höhe der halben Flügellänge aus dem Pterostigma, bei *pygmaea* und *vindobonensis* aber ein gutes Stück distal davon. Die fehlende Basalader hat keinerlei Falte oder dichtere Pubeszenz als Spur hinterlassen. Sowohl die Verkürzung der Rsf5 als auch der Verlust von Rsf1 + m-cu war bei allen 30 überprüften Exemplaren ausnahmslos und in der gleichen Eindeutigkeit festzustellen. Diese beiden Umbildungen können nicht als Folge einer allgemeinen Reduktion der Flügeladerung gedeutet werden, da die verbliebene Aderung gleich deutlich und kräftig ausgebildet ist wie bei *Pl. pygmaea* und *Pl. vindobonensis*. Von einer solchen allgemeinen Rückbildung der Adern werden erfahrungsgemäß zuerst die frei endenden Äste (Mf4, Cu-A, A) erfaßt, wobei meist an der dichteren Pubeszenz oder durch Falten der ursprüngliche Verlauf dieser Adern mehr oder weniger deutlich erkennbar bleibt.

Nach Ansicht des Autors ist besonders der unter den Ameisen einzigartig dastehende Verlust der Basalader ein schwerwiegendes taxonomisches Merkmal. Das Ausmaß der Abwandlung läßt vermuten, daß sich *A. ampeloni* (und wahrscheinlich auch *A. regis*) schon früher von der Mutterart losgelöst haben als *Pl. xene* oder *Pl. grassei*.

**Männliche Genitalien:** Der Kopulationsapparat von *Pl. xene*, *A. regis* und *A. ampeloni* ist schon in der Gattungs- bzw. Artdiagnose näher beschrieben worden (siehe dort und Tabelle 6). Um die Besonderheiten dieser Arten richtig verstehen zu können ist der Vergleich mit dem entsprechenden Organ bei den Wirtsarten von Vorteil, mit denen die Parasitenarten nach unserer schon dargelegten Meinung verschieden nahe verwandt sind.

Clausen (1938) untersuchte die Genitalien von *Pl. pygmaea*. Seine Abbildung (l. c., p. 275, Fig. 23) stimmt fast bis ins Detail mit den Verhältnissen überein, welche im Rahmen dieser Untersuchungen an Material aus Jugoslawien und aus Österreich festgestellt wurden (Abbildung 13). Für *Pl. pygmaea* typisch ist (im Vergleich zu *vindobonensis*) der Endzahn der 8- bis 9zähligen Sagitta, die Bananenform der Volsella

und die Länge der Stipites, deren Profilumriß bei Männchen aus demselben Volk zwischen fast quadratisch und abgestumpft dreieckig schwankt. Für das bereits erwähnte *pygmaea*-Männchen aus Turkestan gibt Karawajew (1909) eine Zeichnung des Genitalapparates, auf welcher die 11zählige Sagitta nicht mit einem Endzahn versehen, sondern breit abgerundet ist, so wie das für *Pl. vindobonensis* zutrifft. Auch das Borstenfeld an der ventralen Basis der Stipites steht wie bei *vindobonensis* auf einer deutlichen, dem Stipes ventral gegenüberstehenden hügelartigen Erhebung. Dieses ist bei *Pl. pygmaea* nur durch einige Borsten angedeutet und steht nicht auf einer Erhebung (Abbildung 13, 15, Clausen, Fig. 23 b). Die Ameise, welche Karawajew zu *Pl. pygmaea* stellt, ist daher ziemlich sicher zu einer anderen, eher *vindobonensis*-artigen Spezies zu stellen. Kratochvil (1944, p. 84, Fig. 18) beschreibt das Männchen von *Pl. vindobonensis* und gibt eine Profilansicht des Kopulationsapparates dieser Art und von *Pl. pygmaea* aus Mohelno und vergleicht sie miteinander. Die Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen stimmen gut mit seiner Zeichnung und Beschreibung überein (Abbildung 13, 15, Tabelle 6; *pygmaea* aus Krems, Niederösterreich und aus Krk, Jugoslawien; *vindobonensis* aus Trandorf, Niederösterreich). Unsere Abbildung der *pygmaea*-Genitalien stellt bei den Stipites etwa die Mitte zwischen den Verhältnissen nach Clausen und nach Kratochvil dar. Hier sei darauf hingewiesen, daß zwischen den Genitalien der beiden Wirtsarten zwar klare Unterschiede bestehen, daß diese Differenzen jedoch die Funktion der einzelnen Organteile nicht mit einschließen. Die Stipites dienen bei der Kopula zur Prüfung und Auffindung der richtigen Begattungsstelle und sorgen auch für eine erste lose Fixierung des Kopulationsapparates am Gasterende des Weibchens. Die Volsellae, mit zahlreichen unborsteten Sinnesporen versehen, dürften ein spezielles Klammerorgan sein, während die Sagittae in die Genitalöffnung aufgenommen werden und dort dank ihrer gesägten ventralen Schneide die endgültige Verankerung ermöglichen. Die Kopula erfolgt normalerweise während oder nach dem Hochzeitsflug und erfordert nicht nur beim Männchen sondern auch beim Weibchen eine Begattungsstimmung. Das Weibchen muß dabei insofern aktiv mitwirken, als es durch entsprechende Bewegungen Pygidium und Hypopygium, die in Ruhestellung eine feste Einheit bilden, zum Klaffen bringen und dadurch die Genitalöffnung dem Männchen erst zugänglich machen muß. Das heißt, die Kopula tritt normalerweise erst ein, wenn die ganze Kette aufeinander abgestimmter morphologischer und verhaltensmäßiger Voraussetzungen in der notwendigen zeitlichen Abfolge verwirklicht wird. Das ist mit ein Grund, weshalb gewisse Ameisenarten, die im Kunstnest gehalten werden, selbst dann nicht „künstlich“ zur Kopula veranlaßt werden können, wenn man ihnen im Laboratorium freien Ausflug und, falls sie tags schwärmende Arten sind, Zugang zum besonnten Fenster bietet.

Verschiedene Gründe zwingen die arbeiterinnenlosen *Plagiotelepis*-Parasiten zur Aufgabe des herkömmlichen Paarungsrituals, zur Vereinfachung des Kopulationsvorganges selbst und zur Erhöhung der Paarungsbereitschaft beider Geschlechter.

Oben wurde schon ausführlich dargelegt, daß bei den Bettelameisen wegen ihres völligen Verzichtes auf Eigenstaatlichkeit der Schwerpunkt ihrer weiteren Entwicklung in jener Richtung zu suchen sei, die zu einer radikalen Verbesserung der Fortpflanzungschancen und zu optimaler Anpassung an den Wirt führt. Der Verzicht auf den Hochzeitsflug, bei dem zweifellos jedesmal ein relativ hoher Prozentsatz von Individuen erfolglos verlorengeht, wirkt sich als Sparmaßnahme zur Verbesserung der Vermehrungsquote aus, die jedoch gegen eine Verminderung des Genaustausches innerhalb der Gesamtpopulation der Art eingehandelt wird. Nestbefruchtung als ausschließlicher Weg der Fortpflanzung erübrigt die aufwendigere Ausbildung von Geflügelten zumindest in einem Geschlecht. Da dies bei den *Plagiotelepis*-Parasiten zunächst nur die Männchen betrifft, ist die Verbreitung der Art, die den Weibchen obliegt, kaum beeinträchtigt. In einem Wirtsvolk können mehrere parasitische Weibchen aus verschiedenen Muttervölkern Aufnahme finden, der Genaustausch muß also nicht so radikal vermindert sein, wie es zunächst den Anschein hat. Trotzdem wird Adelphogamie bei den Arten mit ungeflügelten Männchen die häufigste Vermehrungsart sein.

Ein weiterer Schritt, der mit dem ersten Hand in Hand geht, ist die Vereinfachung des komplizierten Kopulationsapparates und zwar nicht nur beim Männchen sondern in geringerem Grade auch beim Weibchen, zumal solche Veränderungen kaum einen Einfluß auf das gewiß nicht sehr stabile Gleichgewicht in den Beziehungen zwischen Bettelparasit und Wirt haben werden.

Sieht man die männlichen Genitalorgane der arbeiterinnenlosen *Plagiotelepis*-Parasiten daraufhin an, findet man diese Überlegungen bestätigt.

*Pl. xene*: Die einzelnen Valven des Genitalorgans haben eine kräftige Streckung erfahren. Die Stipites sind zwar klein, aber schlank. Sie werden von den stilettartigen Volsellen und den Hörnern der am Ende ausgezogenen Sagitten weit überragt (Abbildung 14 und 15). Der ganze Apparat ist wegen seiner Länge nicht einziehbar, die Männchen führen ihn senkrecht nach unten abgewinkelt und sind dadurch genötigt, den Gaster etwas angehoben zu tragen. Die tiefstgreifende Änderung gegenüber dem Genitalapparat der beiden Wirtsarten haben die Volsellen erfahren. Sie sind in ihrer gestreckten Form kaum noch als Klammerorgane anzusprechen, vielmehr werden sie als Stimulationsorgan dazu bestimmt sein, das Weibchen zur Freigabe der Genitalöffnung zu veran-

lassen. Darauf weist auch hin, daß die Volsellen nicht wie bei den Wirtsarten glatt und nur mit Sinnessporen versehen, sondern bis an die scharfe Spitze mit kurzen Dornen besetzt sind. Das ausgezogene Ende der Sagittae wird deren Einführung in die Genitalöffnung erleichtern.

*A. regis* und *A. ampeloni*: Die männlichen Kopulationsapparate dieser beiden engverwandten Arten weisen, so viel aus der Abbildung von Karawajew zu entnehmen ist, keine wesentlichen Differenzen auf.

Tabelle 6:

**Synoptische Übersicht der Morphologie des männlichen  
Kopulationsapparates**

♂ Äußere Genitalien	<i>Plagiolepis pygmaea</i>	<i>Pl. vindex bonensis</i>	<i>Pl. xene</i>	<i>A. ampeloni</i> und <i>A. regis</i>
Stipes	kurz, stumpf, an der Basis breit		schlank, spitz, an der Basis schmal	sehr lang, relativ spitz, an der Basis sehr breit
Volsella	bananenförmig, unbedornt		stiletartig, bis an die scharfe Spitze kurz bedornt	distal krallenförmig, von der Basis bis zum Krallenansatz kurz bedornt (Bedornung für <i>A. regis</i> fraglich)
Sagitta	gesägt (8 bis 9 Zähne), distal stumpf hakenförmig	gesägt (12 bis 13 Zähne), distal abgerundet	gesägt (8 Zähne) distal sehr lang ausgezogen, schwach tergal aufgebogen	ungesägt, distal lang gerade ausgezogen

Hier stützen wir uns auf die Untersuchungen bei *A. ampeloni* (Abbildungen 14 und 15, Tabelle 6). Die Vereinfachung des ganzen Apparates ist noch weiter getrieben. Die Stipites sind übermäßig groß, so daß die mittleren und inneren Parameren in Seitenansicht fast verdeckt werden. Die Volsellen sind schlank und wie bei *Pl. xene* mit kurzen Dornen besetzt, am Ende tragen sie einen krallenförmigen Haken. Die Sagitten sind ebenfalls so wie bei *Pl. xene* distal stark in die Länge gezogen,

ihre Ventralschneide ist aber ungesägt. Die Funktionswandlung der Volsellen ist unverkennbar: Sie dienen nun zur festen Verankerung des Kopulationsapparates am weiblichen Gaster. Die völlig ungezähnten Sagitten sind bei der Verhängung nicht mehr beteiligt, sie können nun ohne besonderen Aufwand in die Genitalöffnung eingeführt und aus ihr wieder gelöst werden. Die Volsellen haken unter den Rand des Pygidiums ein. Die Fixierung ist zwar nicht mehr so stabil wie etwa bei *Pl. pygmaea*, doch ist der Kopulationsapparat dieser Wirtsart auf die starken mechanischen Belastungen beim Hochzeitsflug abgestimmt, welche bei den Nestpaarungen der Bettelameisen nicht gegeben sind.

Wenn man schon die Gestaltsänderung der drei Valvenpaare des männlichen Kopulationsapparates als Argument für die Aufstellung eines eigenen Subgenus bzw. Genus als noch nicht überzeugend erachtet, wird man doch anerkennen müssen, daß dem grundlegenden Funktionswechsel der Volsellen sowohl bei *Pl. xene* als auch bei *A. ampeloni* und *A. regis* große phylogenetische Bedeutung zukommt.

**Das weibliche Hypopygium:** Der 5. Gastralsternit hat in der Systematik der Unterfamilie *Formicinae* bisher kaum Beachtung gefunden, liefert aber bei *Pl. xene* und noch mehr bei *A. ampeloni* wichtige taxonomische Merkmale. Es bildet an seinem distalen Ende die Terminalöffnung, aus welcher die Abwehrflüssigkeit ausgestoßen wird. Der reich differenzierte Aufbau dieses Sternites wurde im Abschnitt Terminologie näher beschrieben. Die entsprechenden Besonderheiten bei *Pl. xene* und *A. ampeloni* sind in der Art- bzw. Gattungsdiagnose aufgezeigt worden. Der Vergleich des Hypopygiums von *Pl. vindobonensis* und *Pl. pygmaea* mit diesen beiden Parasitenarten vermag auch die mutmaßliche funktionelle Bedeutung der stark abgeleiteten Verhältnisse bei letzteren etwas zu erhellen.

***Pl. vindobonensis*:** Der Terminaltubus (Abbildungen 16 C, 17, Tabelle 7) entspricht der Form, die mit gewissen Abwandlungen bei den europäischen Formicinen anzutreffen ist. Wesentlich erscheint dabei die teilweise Umhüllung des Hypopygiums durch das Pygidium, die sich beide dadurch zu einem von außen nicht ohne Gewalt zu öffnenden Terminalkegel verbinden. Nur durch entsprechende Muskelbewegungen bringt das Weibchen oder die Arbeiterin die beiden Teile zum Klaffen (bei der Eiablage oder bei der Paarung), so daß der Zugang zur Genitalöffnung frei wird. Auf der Ventralplatte des Hypopygiums ist die Ringnetzstruktur, die übrigens auch auf dem Pygidium nicht fehlt, und neben vielen kurzen ein Paar langer, glatter Tastborsten charakteristisch. Die Terminalrosette setzt sich aus 10 Terminalborsten und 30 bis 40 Terminallamellen zusammen. Zwischen *Pl. vindobonensis* und *Pl. pygmaea* bestehen in der Beschaffenheit des 5. Gastralsegmentes nur geringfügige Unter-



schiede. Auch zwischen Weibchen und Arbeiterin bestehen keine besonderen Differenzen.

*Pl. xene* (Abb. 16 B, 18, Tab. 7): Die Kegelform des Endsegmentes und die feste Umhüllung des Hypopygiums durch das Pygidium sind beibehalten. Der Terminaltubus ist jedoch sehr kurz und eng. Ein Teil des Tubus ist mit den als Träger der Terminalborsten fungierenden Längsrippen in die Ventralplatte des Hypopygs einbezogen (siehe Abb.). Die Ringnetzstruktur stimmt mit *vindobonensis* überein, das Paar langer Tastborsten ist jedoch nicht glatt, sondern schwach, aber deutlich und bei allen Individuen gefiedert (auf Abb. 18 nicht wiedergegeben). Die Terminalrosette zeigt sich stark verändert. Sechs Terminalborsten stehen ausschließlich auf der Ventralhälfte des Tubusrandes. Die Terminal-

Tabelle 7:

Synoptische Übersicht der Morphologie des weiblichen Hypopygiums

♀ Hypo- pygium:	<i>Plagiolepis pygmaea</i>	<i>Pl. vindobonensis</i>	<i>Pl. xene</i>	<i>Aporomyrmex ampeloni</i>
Form	Teil eines Kegelmantels			flach, trapez- förmig
Oberflächen- beschaffen- heit	erhabene Ringnetzstruktur			flache Waben- netz- struktur
Pubeszenz	zahlreiche gekrümmte Haare			viele ± gerade
lange „Tast- borsten“	2, glatt		2, gefiedert	mindestens 4, glatt
Terminal- tubus	zylinderförmig		kegel- stumpf- förmig	fehlt
Terminal- lamellen	30 bis 40 lanzett- förmig	30 bis 40, breiter lanzett- förmig	zirka 20, sehr schmal	fehlen
Terminal- borsten	10, mit den Lamellen rosettenartig angeordnet		maximal 6, mit den Lamellen aufrecht stehend	je 8 bis 10 in zwei lateralen divergie- renden Büscheln
Pygidium die Seiten- ränder des Hypopygs	überlappend			freilassend

lamellen sind sehr schmal und spitz und im Mikroskop nur bei stärkster Vergrößerung von den Terminalborsten sicher unterscheidbar. Etwa 20 solcher Lamellen sind fast ausschließlich auf der dorsalen Hälfte des Tubusrandes angeordnet. Borsten und Lamellen bilden nicht wie bei *Pl. vindobonensis* einen Strahlenkranz, sondern stehen aufrecht und streben etwas zusammen, so daß die Tubusöffnung verschlossen erscheint.

*Pl. xene* wie auch *A. ampeloni* zeigen im Kunstnest keinerlei Abwehrreaktion, wenn sie bei Adoptionsversuchen von Wirtsarbeiterinnen angegriffen werden. Es ist anzunehmen, daß ihr gesamter Giftapparat nicht mehr funktionstüchtig bzw. überhaupt rückgebildet ist. Welche Bedeutung der Verschluß des Terminaltubus durch das Borsten- und Lamellenbündel in diesem Zusammenhang hat, könnte erst geklärt werden, wenn die Funktion der normal gebauten Terminalrosette bei den wehrfähigen *Formicinae* bekannt ist. Sollten die zahlreichen und breiten Lamellen dem Zweck einer Oberflächenvergrößerung dienen und so zugleich als Duftlegimitation wirken? Wenn ja, wäre auch die Rückbildung dieser Einrichtung bei *Pl. xene* und der völlige Verlust der Lamellen bei *A. ampeloni* verständlich. Eine der wichtigsten Schutzvorkehrungen der Bettelameisen muß es wohl sein, möglichst keinen dem Wirt erkennbaren Eigengeruch zu besitzen.

*A. ampeloni*: Das Hypopygium ist völlig umgebaut und zu einer flachen, trapezförmigen Klappe geworden (Abb. 16 A, 19, 20, Tab. 7), die an ihren Rändern nicht mehr vom Pygidium umschlossen wird. Die Genitalöffnung ist zwar noch von letzterem verdeckt, wird aber schon durch ein geringes Anheben des Hypopygs freigegeben. Die Hypopygfläche besitzt eine flache Wabennetzstruktur und neben zahlreichen Pubeszenzhaaren mindestens zwei Paare langer glatter Tastborsten. Terminaltubus und Terminallamellen sind völlig verschwunden, statt einer Rosette bilden die Terminalborsten zwei fächerartige Büschel zu je 8 bis 10 Borsten. Im Kunstnest ist sehr gut zu beobachten, daß durch diese Umbildung des Endsegmentes des weiblichen Gasters die Verbindung mit dem relativ schwachen Kopulationsapparat des Männchens wesentlich erleichtert ist und die Paarung ohne Schwierigkeiten und rasch zustandekommt.

Die Wabennetzstruktur auf dem Hypopygium und der radikale Umbau des Terminaltubus sind zwei Merkmale, mit denen die neue Gattung *Aporomyrmex* zumindest unter den mitteleuropäischen *Formicinae* ebenso allein dasteht wie mit ihrer spezifischen Flügeladerung. Die volle Bedeutung dieser Umgestaltungen für die Klassifikation wird erst erfaßt werden können, wenn die Genera und Subgenera der *Plagiolepidini* zumindest stichprobenweise in dieser Richtung untersucht sind.

## Schlußfolgerungen

Die phylogenetische Stellung der hier untersuchten *Plagiolepis*-Parasiten zueinander und zu ihren Wirtsarten ist zur Zeit nur in groben Zügen erkennbar. Eine Revision des gesamten in der Paläarktis, in der Äthiopischen und in der Indo-Australischen Region verbreiteten Genus *Plagiolepis* könnte dazu noch wertvolle Aufklärungen liefern. Die bisher ermittelten Charakteristika von *Pl. xene*, *A. regis* und *A. ampeloni* führen zunächst zu folgender Auffassung.

Die Arten *Pl. grassei*, *Pl. xene* und die Artengruppe *Aporomyrmex* sind nicht in gerader Linie miteinander verwandt, vielmehr dürfte ihre Entstehung zeitlich und räumlich unabhängig voneinander erfolgt und durch die Neigung der ursprünglichen Muttergattung (*Plagiolepis*-Vorfahren) zur Aufspaltung begünstigt worden sein. Die beiden Arten der neuen Gattung *Aporomyrmex* sind jedoch als monophyletische Gruppe zu betrachten.

*Pl. (Paraplagiolepis) xene* ist im äußeren Habitus und in vielen morphologischen Details den beiden Wirtsarten (besonders aber *Pl. pygmaea*) noch sehr ähnlich. Ob die Art durch einen Wirtswechsel zu dem zweiten Wirt gekommen ist (von den beiden als Wirte bekannten Arten ist dann vermutlich *Pl. vindobonensis* dieser Sekundärwirt), oder ob es schon *xene*-artige Parasitenvorfahren gegeben hat, als die beiden heutigen Wirtsarten noch in einer gemeinsamen Ahnenspezies vereint waren, wäre eine müßige Überlegung, von deren Beantwortung wir heute weit entfernt sind. Wirtswechsel steht jedoch prinzipiell nicht in Widerspruch zur Qualifikation dieser Arten als von Anbeginn unselbständige Bettelameisen.

In folgenden schwerwiegenden Merkmalen hat sich *Pl. xene* jedoch schon sehr weit von den Arten des Subgenus *Plagiolepis* entfernt.

1. Permanent sozialparasitische Lebensweise als Bettelameise.
2. Weitgehender Verlust der sekundären Sexualmerkmale.
3. Aufgabe des Hochzeitsfluges und Übergang zur Adelphogamie.
4. Ausbildung einer ungeflügelten Morphe mit genau definierbarem Thorax-Bauplan, ohne Übergangsformen.
5. Grundlegende Umformung des männlichen Kopulationsapparates, verbunden mit einem Funktionswechsel besonders der Volsellen und Vereinfachung der Begattungstechnik.
6. Umbau des weiblichen Hypopygiums, vor allem des Terminaltubus; die funktionelle Bedeutung dieses Umbaus ist noch unklar, steht aber unter anderem wahrscheinlich auch mit den entsprechenden Änderungen beim Männchen im Zusammenhang.

Diese taxonomisch zum Teil sehr wichtigen Besonderheiten würden an sich schon die Aufstellung eines eigenen Subgenus für *Pl. xene* rechtfertigen. Bereits Kutter (1952) hat mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß *Pl. xene* die erste unter den Formicinen bekanntgewordene Art mit ungeflügelten Männchen sei und daß dieser Umstand dem Systematiker einen hinreichenden Grund für die Loslösung dieser Art aus der Muttergattung bieten könne.

Unterstützt wird unsere Ansicht noch durch die Nachbarschaft der noch mehr abgeleiteten Artengruppe *A. regis* und *A. ampeloni*, die mit *Pl. xene* verschiedene Kriterien gemeinsam hat, welche den Wirtsarten fehlen (die bei *xene* angeführten Punkte 1 bis 4, die Fühlerformel, langgestreckte Sagitten, bedornete Volsellen).

*A. regis* und *A. ampeloni* trennen sich von der Wirtsart nicht nur durch die schon für *Pl. xene* unter Punkt 1 bis 4 angeführten Eigenschaften und durch noch tiefergreifende Umbildung des männlichen Kopulationsapparates und des weiblichen Hypopygiums, sie besitzen noch weitere wichtige taxonomische Besonderheiten der Flügeladerung, der Taster, des Petiolus, des Mandibelkaurandes, der Kopfform usw., so daß nur noch wenige Merkmale verbleiben, in denen sie der Wirtsart überhaupt noch ähnlich sind (Art und Anordnung der Pubeszenz, Glanz des Integumentes, Fehlen der Laciniae und der Penicilli am männlichen Kopulationsapparat). Die Notwendigkeit, die beiden Arten in ein eigenes Genus neben *Plagiolepis* zu stellen, liegt für den Autor außer Zweifel. Die Herauslösung von *Pl. xene* aus dem ursprünglichen Subgenus *Plagiolepis* und die Einreihung in ein eigenes Subgenus wird dadurch wesentlich mitbestimmt. Es bleibt noch die Einordnung von *Pl. grassei* abzuwarten, für die eine genauere Artbeschreibung nun in Aussicht gestellt ist (Passera 1967).

Aus unseren bewußt sehr ausführlich angestellten Untersuchungen und Überlegungen sollte auch hervorgehen, daß nicht nur die Neuaufstellung von Arten oder überspezifischen Einheiten sozialparasitischer Ameisen insbesondere aus der Gruppe der Bettelameisen nach Einzel-exemplaren oder einzelnen Kasten oder Morphen vermieden werden sollte (außer in ganz eindeutigen Fällen); auch die Einziehung solcher unter lückenhaften Voraussetzungen einmal aufgestellter Einheiten dürfte erst dann erfolgen, wenn die bestehenden Lücken aufgefüllt, das heißt, die fehlenden Kasten oder Morphen auch gefunden und untersucht sind. Man sollte die Möglichkeit einräumen, daß der Erstautor seine klassifikatorische Entscheidung auf Grund von mehr Fakten getroffen hat, als in der Beschreibung verwertet wurden. Das wäre bei der Großzügigkeit, mit der man notgedrungen früher Erstbeschreibungen verfaßte, nicht verwunderlich. Wir sollten nicht vergessen, daß die großen Pioniere der

Myrmekologie zu solchem Vorgehen oftmals praktisch gezwungen waren, niemals hätten sie sonst die ungeheure Fülle des damals anfallenden Materials bewältigen können.

### Zur Lebensweise von *A. ampeloni* und *Pl. xene*

Für die Beobachtung der Verhaltensweise von *A. ampeloni* stand ein noch zu kurzer Zeitraum zur Verfügung (Erstfund 12. August 1967), als daß bereits ein einigermaßen lückenloses Bild über die wichtigsten Lebensäußerungen dieser Art geboten werden könnte. Die sechs aufgesammelten und im Kunstnest angesiedelten gemischten *vindobonensis/ampeloni*-Völker wurden ab Anfang November zur Überwinterung in einem Kühlraum bei zirka 6 Grad Celsius aufbewahrt. Inzwischen haben alle diese Winterruhe intakt überstanden und ab Mitte März 1968, das heißt, zwei Wochen nach der Rückführung der Nester in das beheizte Laboratorium, ist der Nestbetrieb wieder voll aufgenommen worden, die Eihaufen türmen sich täglich mehr und die ersten überwinterten Larven haben sich verpuppt.

Verhalten der Parasiten im Nest: Das Gebaren der Weibchen und Männchen von *A. ampeloni* im Feuchtkammer-Beobachtungsnest gleicht sehr stark jenem von *Pl. xene*, so wie es vor allem Kutter (1952) sehr anschaulich geschildert hat. Die Tiere sind nach Abheben der Nestverdunkelung ständig in Bewegung und gebärden sich immer sehr ruhelos und unsicher. Unter Hunderten von *vindobonensis*-Arbeiterinnen, die sich meist bald wieder beruhigen, kann man selbst eine einzelne *ampeloni* wegen ihrer fortdauernden Unruhe leicht herausfinden. Weibchen und Männchen betteln die Wirtsarbeiterinnen um Nahrung an oder belecken stillsitzende Arbeiterinnen und Artgenossen. Die Männchen (wahrscheinlich handelt es sich dabei um ältere Tiere) wurden gegen den Herbst zu von den Wirtsarbeiterinnen häufig angegriffen, getötet, zerstückelt und verzehrt. Sie dürften sogar eine begehrte Nahrung darstellen. Es ist unbekannt, ob dies auch im Freiland vorkommt. In den Beobachtungsnestern waren bis zum Beginn der Überwinterung alle Männchen auf diese Art beseitigt worden oder sonstwie umgekommen. Nur Weibchen überwinterten. Ein Unterschied im Verhalten und der sozialen Funktion der etwa in gleicher Anzahl vorkommenden Pterogynen und Apterogynen konnte bisher nicht gefunden werden. Im Freiland flogen die dem aufgedeckten Neststein anhaftenden Geflügelten nach 1 bis 2 Minuten ab. Wegen ihrer winzigen Größe fallen sie dem unbewaffneten Auge nur durch den Glanz ihrer Flügel auf.

Die Paarung: Sowohl *A. ampeloni* als auch *Pl. xene* zeigen sich im Kunstnest sehr kopulationsfreudig. Selbst unausgefärbte, gerade aus

dem Puppenkokon geschlüpfte Tiere paaren sich beim ersten Zusammen-treffen beider Geschlechter (Abb. 22). Charakteristisch bei der Paarung von *ampeloni* ist, daß sich das Männchen mit den Mandibeln am Petiolus des Weibchens festklammert. Der gekerbte Kaurand der männlichen Mandibeln, das letzte sekundäre Geschlechtsmerkmal, das dieser Kaste erhalten geblieben ist, dürfte demnach eine durch das Paarungsverhalten bedingte Anpassungserscheinung sein. Die Anzahl der Männchen ist bei *Pl. xene* nicht wesentlich größer als die der Weibchen. *A. ampeloni* hingegen entwickelt nicht nur erheblich mehr Männchen, auch deren Paarungsfreudigkeit ist größer. Die Apteraner versuchen sich praktisch mit allen ihnen begegnenden Nestinsassen zu paaren, selbst mit eigenen Geschlechtsgenossen oder mit Wirtsarbeiterinnen. So kann man sie im Feuchtkammernest immer wieder bei gegenseitigen Paarungsversuchen zu ganzen Trauben vereinigt sehen. Mit diesem Männchenüberschuß und der unbegrenzten Paarungsbereitschaft ist zumindest sichergestellt, daß jedes der Parasitenweibchen, seien es Pterogynen oder Apterogynen, begattet wird (Abb. 23). Trotzdem bleibt der Zweck dieses Männchenüberschusses unklar. Das Geschlechterverhältnis von 3 Männchen : 1 Weibchen, das in dem im Herbst ausgezählten Material vorhanden war, ist vielleicht nur saisonbedingt. In den gleichzeitig gehaltenen *Pl. pygmaea/xene*-Völkern aus Jugoslawien konnte jedoch zu keiner Zeit eine derartige Überzahl an Männchen festgestellt werden. Während auch beim Erstfund von *A. ampeloni* nur wenige frischgeschlüpfte Pterogynen, Apterogynen und Apteraner in den Völkern vorhanden waren, stieg die Zahl geschlüpf-ter Parasiten aller drei Morphen bis Anfangs September immer mehr an, ohne daß sich das Geschlechterverhältnis wesentlich geändert hätte. Die letzten *ampeloni* (Apteraner) schlüpften Ende September. Es ist wahrscheinlich, daß eine erste Parasitengeneration schon im Frühsommer schlüpft. Darauf deuten auch die oben erwähnten Frühjahrsverpuppungen wie auch die Beobachtungen über die Eiablage hin.

Die Eiablage: Die *ampeloni*-Weibchen halten sich meistens in der Nähe der Eihaufen auf, auf denen man Pterogynen und Apterogynen bei der Eiablage beobachten kann (Abb. 24). Dabei wird der Gaster tief in den Eihaufen versenkt, das Ei also ohne Assistenz durch Wirtsarbeiterinnen abgelegt. Die Wirtsköniginnen, aber auch vereinzelte Wirtsarbeiterinnen, legen ihre Eier nicht direkt auf dem Haufen und meist mit Beihilfe von Arbeiterinnen, welche das austretende Ei sofort in Empfang nehmen und auf den Eihaufen tragen. In ganz gleicher Weise legt nach Passera (1964) und nach eigenen Beobachtungen *Pl. xene* ihre Eier ab. Ein auffälliger Unterschied zwischen *A. ampeloni* und *Pl. xene* zeigt sich bei den Legeperioden. Bei *Pl. xene* kam keines der während des Sommers geschlüpf-ten Jungweibchen in den Beobachtungskolonien noch vor der Überwinterung zur Eiablage, in den *ampeloni*-Völkern herrschte dagegen noch im Herbst intensive Legetätigkeit, an der sich auch Jungweibchen,

Pterogynen sowohl wie Apterogynen, beteiligten. Passera (1966, 1967) hat auch die Wechselwirkungen von Wirt und Parasit in *pygmaea/xene*-Völkern insbesondere auf die Fruchtbarkeit der Weibchen beider Arten untersucht.

**Die Neuinfektion von Wirtsvölkern:** Auffällig ist im Beobachtungsnest das Verhalten der *ampeloni*-Weibchen nach der Begattung, aber auch das einzelner Männchen. Ein Großteil von ihnen zeigte das lebhafte Bestreben, das Muttervolk zu verlassen und abzuwandern. In der trocken gehaltenen Auslaufarena des Beobachtungsnestes sammeln sie sich in der Abfallecke und klettern auf den dort abgelagerten leeren Puppenkokons, toten Nestgenossen und Mehlwurmresten herum. Entfernt man sie und setzt sie in die gegenüberliegende Ecke der Arena, streben sie sofort wieder auf den Abfallhaufen zu; sie scheinen von ihm magisch angezogen zu werden. Die mutmaßliche Bedeutung dieser Verhaltensweise wurde noch deutlicher, als sich in drei Nestern an dieser Stelle allmählich auch hellgefärbte Jungarbeiterinnen versammelten, die sich mit den *ampeloni*-Weibchen liierten. Sollte dies der Weg sein, über den die Parasiten in ein neues *vindobonensis*-Volk gelangen?

Parasiten-Jungweibchen (Apterogynen und Pterogynen) wurden nach beobachteter Paarung zu reinen *vindobonensis*-Völkern in die Auslaufarena gesetzt; sie sammelten sich bald alle in der Abfallecke. Arbeiterinnen, die Nestabfall auf den Haufen brachten, freundeten sich nach anfänglich gleichgültigem Verhalten bald mit diesen Neulingen an und beleckten sie eifrig. Dabei handelte es sich meist um Jungtiere. Ältere, ausgefärbte Arbeiterinnen, die auch mit den *ampeloni*-Weibchen zusammentrafen, verhielten sich gegen diese eher unfreundlich. Die Abfallträger versuchten die Neulinge ins Nest einzutragen, wurden aber schon am Eingang von älteren Nestgenossinnen sehr energisch daran gehindert. Es entspannen sich richtige Kämpfe zwischen diesen und den Jungarbeiterinnen, bei denen etliche von den jungen und alle *ampeloni*-Weibchen getötet wurden. Nach mehrmaligem erneutem Zusatz von Parasiten wurden schließlich wirklich in zwei Nestern einige aufgenommen und adoptiert (genauer gesagt: endgültig geduldet), nachdem sich jedesmal derselbe Vorgang wiederholt hatte, nämlich die Versammlung auf dem Abfallhaufen und das Eintragen durch Jungarbeiterinnen. Nur ganz selten suchten die *ampeloni*-Weibchen aus eigenem in den Nestraum des *vindobonensis*-Volkes zu gelangen.

Mit *Pl. xene* hat Kutter (1952) erfolgreiche Adoptionsversuche bei *Pl. pygmaea* unternommen und Passera (1964) erörtert ausführlich die verschiedenen Möglichkeiten der Neuinfektion von Wirtsvölkern. Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, bis für *A. ampeloni* vergleichbare Ergebnisse über dieses Problem vorliegen. Vorläufig ist nur zu vermuten,

daß zufliegende oder zuwandernde Weibchen (Ungeflügelte aus einem infizierten Nachbarnest) zunächst den Friedhof oder den Abfallplatz des Wirtsvolkes aufsuchen und sich dort nach längerer Zeit mit den weniger kritischen Innendienstarbeiterinnen anfreunden, welche die Abfälle aus dem Nest befördern. Schließlich wird es dem einen oder anderen Weibchen gelingen, unbelästigt ins Nestinnere gebracht zu werden.

Nesteigene Jungweibchen von *A. ampeloni* werden nach der Paarung anstandslos im Nest geduldet, sie wandern nur aus, wenn die Anzahl der Artgenossen im Volk entsprechend groß ist. Dadurch wird die Vermehrung des Parasitenbesatzes nach einmal erfolgter Erstinfektion gesichert. Auch für *Pl. xene* trifft dies zu: In einem infizierten *pygmaea*-Volk gingen im Beobachtungsnest im Laufe des Sommers alle *xene*-Weibchen zugrunde. Als im Spätsommer aus den Puppen die neue *xene*-Generation schlüpfte, erfolgten alsbald Paarungen und die befruchteten Weibchen blieben sämtliche im Nest und nahmen nach der Überwinterung die Eiablage auf.

#### Das Auftreten von Zwergformen der Wirtsart in *vindobonensis*/*ampeloni*-Völkern

In zweien unserer sechs Beobachtungsvölker schlüpften im Herbst aus den reichlich vorhandenen Puppen neben den verschiedenen Morphen von *A. ampeloni* und vielen *vindobonensis*-Arbeiterinnen je eine *vindobonensis*-Mikrogyne (Abb. 12, Tab. 1), welche im Abschnitt über Polymorphismus schon erwähnt wurden, und einige Mikraner, die zwar erheblich kleiner als normale Männchen sind, aber außer gewissen Änderungen der Kopfproportionen (Abb. 11a) keine Besonderheiten aufweisen. Die sekundären Geschlechtsmerkmale sind voll ausgebildet. Verminderung des Sexualdimorphismus ist keine notwendige Folge des Zwergwuchses. Es könnte sein, daß die Entstehung der Zwergformen durch die Anwesenheit der Bettelameise begünstigt wird. Allerdings scheinen auch in reinen *Plagiolepis*-Völkern Mikrogyne mitunter vorzukommen.

Reichensperger (1911) berichtet über zwei solcher Mikrogyne, die er an der Mosel in zwei *pygmaea*-Völkern antraf und die normale Königinnenfunktionen ausübten, das heißt, eine von ihnen legte im Beobachtungsnest befruchtete Eier ab, aus denen sich normale Arbeiterinnen entwickelten. Der Autor vergleicht das Auftreten dieser Mikrogyne mit der analogen Erscheinung bei *Myrmica laevinodis* und stellt fest, daß man die Zwergweibchen von *Plagiolepis* etwa in Parallele mit denen von *Myrmica* stellen könne. In einem Nachtrag folgt noch der Hinweis, „daß die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sei, es handle sich bei den beschriebenen Mikrogyne um eine Neubildung und Abzweigung von der Art *pygmaea*“.



Der Vergleich dieser Ausführungen mit dem im Kapitel Polymorphismus geschilderten Auftreten von Mikrogynen bei *Myrmica laevinodis* im Oberbergischen Land (Seite 72) und den daraus gezogenen Schlussfolgerungen drängt sich auf. Reichensperger konnten die *Plagiolepis*-Sozialparasiten damals noch nicht bekannt sein. Unsere heutige Kenntnis von vier solchen Arten, die sich vielleicht einmal auf dieselbe Weise, aber zu ganz verschiedenen Zeiten von ihrer Stammart losgetrennt haben, wie das Reichensperger von seinen Mikrogynen als einem Anfangsstadium solcher Entwicklung vermutet, unterstützt seine Meinung sehr und führt uns mit der Feststellung, daß das Genus *Plagiolepis* eine fruchtbare und teilungsbereite Muttergattung sei, an den Ausgangspunkt der Untersuchungen zurück.

### Zusammenfassung

*Aporomyrmex ampeloni* wird als eine neue permanent sozialparasitische Ameise aus der oberen Wachau, Niederösterreich, beschrieben. Die Art lebt bei *Pl. vindobonensis* und besitzt vier fortpflanzungsfähige Morphen, die als Pterogyne, Apterogyne, Pteraner und Apteraner bezeichnet werden. Die apteren Formen zeichnen sich durch ihren reduzierten Geschlechtstierthorax mit verkleinertem Mesonotum aus, der jedoch zum Unterschied von den ergatoiden Formen anderer Arten keinerlei Verschmelzungen einzelner Sklerite aufweist. Der Sexualdimorphismus ist auf Größenunterschiede und die Form des Mandibelkaurandes reduziert. Weitere Besonderheiten der neuen Spezies sind: 11gliedrige Fühler in beiden Geschlechtern; Reduktion der Zahl der Maxillar- und Labialtasterglieder; Fehlen der Basalader im Vorderflügel und Verkürzung der Radialader Rsf5; stark abweichender Bau des männlichen Kopulationsapparates mit langgestreckter, ungesägter Sagitta, krallenförmiger bedorneter Volsella und übermäßig großen Stipites. Das weibliche Hypopyg ist ebenfalls stark verändert und stellt eine trapezförmige Klappe dar, mit flacher Wabennetzstruktur und mindestens zwei langen Tastborstenpaaren, ohne Terminaltubus und Terminallamellen, mit zwei lateral fächerartig divergierenden Terminalborstenbüscheln zu je 8 bis 10 Borsten. An Übereinstimmungen mit der Wirtsart bleiben nur: Art und Dichte der Pubeszenz, Glanz der Körperoberfläche sowie Fehlen der Laciniae und der Penicilli am männlichen Kopulationsapparat.

Es wird nachgewiesen, daß die Geschlechtstiere von *Pl. regis* Karawajew eine eigene sozialparasitische Art repräsentieren, mit welcher die neue Art aus der Wachau sehr nahe verwandt ist. Beide Arten werden zusammen in das neugeschaffene Genus *Aporomyrmex* gestellt.

*Pl. xene* weist trotz der großen habituellen Ähnlichkeiten mit den Wirtsarten im männlichen Kopulationsapparat sehr viele Anklänge an das

Genus *Aporomyrmex* auf; das weibliche Hypopyg besitzt ein gefiedertes Tastborstenpaar und einen stark abgewandelten Terminaltubus; der Sexualdimorphismus ist stark reduziert, die Männchen sind ungeflügelt, ihr Thorax weist den Bauplan der apteren Formen von *Aporomyrmex* auf. Aus allen diesen Gründen wird die Art aus dem Subgenus *Plagiolepis* genommen und in das neue Subgenus *Paraplagiolepis* gestellt, das dem Genus *Plagiolepis* angehört.

Bei der Diskussion der systematischen Einordnung der arbeiterrinnenlosen *Plagiolepis*-Parasiten wird zunächst geprüft, inwieweit sogenannte Parasitenmerkmale, die auf Konvergenz zurückgehen können, für die Lostrennung bzw. Neugründung systematischer Einheiten herangezogen werden dürfen. In dem Versuch einer Gruppierung der mitteleuropäischen sozialparasitischen Ameisen werden die ehemals unabhängigen Arten, die durch einschneidende Umweltveränderungen in die parasitische Lebensweise gedrängt wurden, als „Meuchelparasiten“ den „Bettelameisen“ gegenübergestellt, von denen angenommen wird, daß sie niemals eine unabhängige Lebensweise geführt haben. In den Kolonien der Meuchelparasiten werden die Wirtsköniginnen gewaltsam beseitigt, bei den friedlichen Bettelameisen koexistieren die Königinnen der Parasiten- und der Wirtsart. Für die Bettelameisen wird der Schwerpunkt der Artdifferenzierung in den nicht wirtsbezogenen Merkmalen, wie Kopulationsapparat, Paarungsverhalten usw., zu suchen sein. Habituelle Veränderungen unterliegen bei ihnen wegen der Notwendigkeit einer extremen Anpassung an das Verhaltensschema des Wirtes einer strengeren Auslese. In einer Synopsis der rangbestimmenden Merkmale der drei arbeiterrinnenlosen *Plagiolepis*-Parasiten und der beiden Wirtsarten werden neben dem klassifikatorischen Gewicht der einzelnen Merkmale, verwandtschaftlichen Parallelen usw. auch die funktionelle Bedeutung der Abwandlung im Bau des männlichen Kopulationsapparates und des weiblichen Hypopygiums vergleichend untersucht. Aus diesen Untersuchungen wird gefolgert, daß die *Plagiolepis*-Parasiten nicht in gerader Linie zueinander verwandt sind, vielmehr haben sich die Arten voneinander unabhängig, zeitlich und räumlich getrennt, im Schoße einer nichtparasitischen Stammart entwickelt. In den heutigen Wirtsarten sind Nachfolger dieser Stammart zu sehen. Allerdings ist auch ein Wirtswechsel des Parasiten nicht prinzipiell auszuschließen. Nach zunehmender habitueller Entfernung von der Wirtsart ergibt sich die Reihung: *Pl. grassei*, *Pl. xene*, *A. regis*, *A. ampeloni*, wobei der Abstand zwischen den beiden letzten Arten sehr gering ist.

Aus den bisherigen Beobachtungen über die Lebensweise von *A. ampeloni* ergab sich eine Reihe bemerkenswerter Parallelen zu *Pl. xene*.

In gemischten *vindobonensis/ampeloni*-Völkern traten vereinzelt auch Mikrogynen und Mikraner der Wirtsart auf.

### Summary

*Aporomyrmex ampeloni* is described as a new permanently socialparasitic ant from the upper Wachau, Niederösterreich. The species lives with *Plagiolepis vindobonensis* Lomnický and has four reproductive forms, which are called pterogyne, apterogyne, pteraner and apteraner. The apterous forms are distinguished by the reduced thorax of the sexuals with a diminished mesonotum, and which does not show any fusion of individual sclerites in contrast to the ergatoid forms of other species. The sexual dimorphism is restricted to size differences and to the shape of the masticatory border of the mandibles. Further characteristics of the new species are: The antennae have in both sexes eleven joints; reductions in the number of joints of the maxillary and labial palps; lack of the basal vein in the fore-wing and shortening of the radial vein  $R_{5+6}$ ; a greatly differing shape of the male copulation apparatus with an elongated unserrated sagitta, claw-shaped thorned volsella and extremely big stipes. The female hypopyge is also greatly modified and has the shape of a trapezoidal flap possessing a alveolar structure and at least two long pairs of sensory-hairs without a terminal tube and terminal lamellae, but with two lateral fan-like diverging terminal setae-tufts with 8–10 setae each. In accordance with the host species are: Type and density of the pubescence, glossiness of the body surface as well as the lack of the laciniae and the penicilli on the male copulation-apparatus.

It has been proved, that the sexuals of *Pl. regis* Karawajew represent a separate social-parasitic species, to which the new species from the Wachau is closely related. Both species are placed together into the newly created genus *Aporomyrmex*.

In spite of the great similarity to the host species, *Pl. xene* Staercke resembles closely the genus *Aporomyrmex*. The female hypopyge possesses a pair of feathery sensory hairs and a considerably modified terminal tube. The sexual dimorphism is much reduced. The males are wingless and their thorax has the same shape as the apterous forms of *Aporomyrmex*. For these reasons the species is taken out of the subgenus *Plagiolepis* and placed into the new subgenus *Paraplagiolepis*, which belongs to the genus *Plagiolepis*.

In the discussion of the systematic classification of the workerless *Plagiolepis*-parasites, first of all an examination was carried out how far the so-called parasite-characteristics, which can be attributed to convergence, may be used for separating or establishing new systematic groups. In the attempt to group the Central European social-parasitic ants, those ants, which were forced into the parasitic habits by decisive changes of environmental factors, were termed

„Assassin-parasites“. This group was compared with the „Beggar-ants“, which assumably never lived independant. In the colonies of the „Assassin-parasites“ the host-queens are killed. However, in the colonies of the peaceful „Beggar-ants“, the queens of the host-species and of the parasites coexist. In the „Beggar-ants“, the main species-differentiation is found in the host-independant characteristics, e. g. copulation-armature, mating behavior. Because of the necessity of an extreme adaptation to the host, changes in the appearance and shape are subject to a stricter selection. In a synopsis on the characteristics determining the rank of the three workerless *Plagiolepis*-parasites and the two host species, comparative investigations were made on the classification value of the different characteristics, on the parallelism in the hereditary relationship, as well as the functional importance of the structural changes of the male copulation-apparatus and the female hypopyge. As a result of this investigation it can be concluded, that the *Plagiolepis*-parasites are not related to each other in a straight line. The species developed, however, independently at different times and places from a non-parasitic ancestral species. The present day host-species can be regarded as the successors of the ancestral species, however, it cannot be ruled out in principle that the parasite may have changed over to an other host. According to the increasing differences to the host-species, the following classification can be postulated: *Pl. grassei*, *Pl. xene*, *A. regis*, *A. ampeloni*. The difference between the last two species is very slight.

From the prevailing observations on the habits of *A. ampeloni* a remarkable parallelism with *Pl. xene* has been observed.

In mixed *vindobonensis/ampeloni*-populations microgynes and micraner of the host-species were found sporadically.

### Literatur

- Brown, W. L. jr. & Nutting, W. L.: Wing venation and phylogeny of the *Formicidae* (Hymenoptera). Trans. Amer. Ent. Soc. **75**, 1950, 115—132.
- Brown, W. L. jr. & Wilson, E. O.: A New Parasitic Ant of the Genus *Monomorium* from Alabama, with a Consideration of the Status of Genus *Epixenus* Emery. Ent. News **68**, 1957, 239—246.
- Buschinger, A.: *Leptothorax* (*Mychothorax*) *kutteri* n. sp., eine sozialparasitische Ameise (Hym. Formicidae). Ins. Soc. **12**, 1965, 327—354.
- Clausen, R.: Untersuchungen über den männlichen Kopulationsapparat der Ameisen, speziell der *Formicinae*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **17**, 1958, 233—344.

- Ettershank, G.: A generic revision of the world *Myrmicinae* related to *Solenopsis* and *Pheidologeton* (Hymenoptera: Formicidae). Austr. J. Zool. 14, 1966, 73—171.
- Forel, A.: Fourmis de Ceylan; Pseudandrie (V). Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 44, 1908, 1—22.
- Karawajew, B.: Ameisen aus Transkaspien und Turkestan. Hor. Soc. Ent. Ross. 39, 1909, 1—72.
- Karawajew, B.: Myrmekologische Fragmente, III. Zool. Anz. 92, 1931, 309—317.
- Kratochvil, J.: Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Plagiolepis*. Arch. Verb. Nat.- u. Heimatschutz Mähren 6, 1944, 79—85 (tschechisch, mit ausführlicher deutscher Zusammenfassung).
- Kusnezov, N.: Phyletische Bedeutung der Maxillar- und Labialtaster der Ameisen. Zool. Anz. 153, 1954, 28—38.
- Kutter, H.: Eine neue Ameisengattung, *Doronomyrmex* nov. gen. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 19, 1945, 485—487.
- Kutter, H.: Über *Doronomyrmex* und verwandte Ameisen. 2. Mitteilung. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 23, 1950, 347—353.
- Kutter, H.: Über *Plagiolepis xene* Stärcke (Hym. Form.) Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 25, 1952, 57—72.
- Kutter, H.: Beschreibung neuer Sozialparasiten von *Leptothorax acervorum* F. (Formicidae). (*L. goesswaldi*, *L. kutteri* Busch., *L. buschingeri*). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 40, 1967, 78—91.
- Le Masne, G.: Recherches sur les Fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. Compt. R. Acad. Sci. Paris 243, 1956 a, 673—675.
- Le Masne, G.: Recherches sur les Fourmis parasites. Le parasitisme social double. C. R. Acad. Sci. Paris 243, 1956 b, 1243—1246.
- Le Masne, G.: La signification des reproducteurs aptères chez la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. Ins. Soc. 3, 1956 c, 239—259.
- Lomnicki, J.: *Plagiolepis vindobonensis* n. sp. (Hym., Formicidae). Pols. Pism. Ent. (Bull. Ent. Pol.) 4, 1925, 77—79.
- Passera, L.: Données biologiques sur la fourmi parasite *Plagiolepis xene* Stärcke. Ins. Soc. 11, 1964, 59—70.
- Passera, L.: Fécondité des femelles au sein de la myrmécobiose *Plagiolepis pygmaea* Latr. — *Plagiolepis xene* Staer. (Hyménoptères, Formicidae). C. R. Acad. Sci. Paris 263, 1966, 1600—1603.
- Passera, L.: Inhibitions interspécifiques déclenchées par les femelles fécondes des Fourmis parasites *Plagiolepis grassei* Le Mas. Pas. et *Plagiolepis xene* St. C. R. Acad. Sci. Paris 265, 1967, 1721—1724.

- Reichensperger, A.: Beobachtungen an Ameisen. Biol. Zbl. 31, 1911, 596—605.
- Santschi, F.: Cinq nouvelles notes sur les Fourmis. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 53, 1920, 163—186.
- Stärcke, A.: Retouches sur quelques Fourmis d'Europe. I. *Plagiolepis xene* nov. sp. et *Pl. vindobonensis* Lomnicki. Ent. Ber. 9, 1936, 277—279.
- Stärcke, A.: Over het voorkomen van twee vormen van mannetjes en wijfjes bij de kleine tropische mier *Tecnomymex detorquens* Walker. Tijdschr. Ent. 83, 1940, XII—XXXI.
- Stitz, H.: Ameisen oder *Formicidae*. Tierwelt Deutschlands. 37. Teil, 1939, Jena.
- Stumper, R.: Les associations complexes des Fourmis. Commensalisme, Symbiose et Parasitisme. Bull. Biol. Fr. et Belg. 84, 1950, 376—399.
- Stumper, R. & Kutter, H.: Sur un type nouveau de myrmécobiose réalisé par *Plagiolepis xene* (Stärcke). C. R. Acad. Sci. Paris 234, 1952, 1482—1485.
- Wasmann, E.: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen (170. Beitrag zu den Myrmecophilen). Biol. Zbl. 29, 1909, 587—604, 619—637, 651—665, 683—703.
- Wheeler, W. M.: Ants, their structure, development, and behavior. 1910, New York.
- Wilson, E. O.: A monographic revision of the ant genus *Lasius*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 113, 1955, 1—205.